Stapfia	80	349-379	5.7.2002

Zur Samenmorphologie der *Massonieae* BAKER 1871 (*Hyacinthaceae*) im Lichte phylogenetisch interpretierter molekularer Befunde

W. WETSCHNIG, M. PFOSSER & G. PRENNER

Abstract: WETSCHNIG W., PFOSSER M. & G. PRENNER (2002): Seed morphology of *Massonieae* Baker 1871 (*Hyacinthaceae*) in the light of phylogeny. — Stapfia **80**: 349-379.

The tribe *Massonieae* (*Hyacinthaceae*) presently consists of about 19 genera and 230 species. Differences in seed morphology among representatives of 13 genera are described. 32 species with characteristic features of seed morphology are documented by scanning electron microscopic photographs. Seed morphology proved to be suitable for the delimitation of genera in many cases. The arrangement of taxa based on seed morphology largely agrees with the results of the molecular studies. A phylogram based on molecular data of 15 genera of *Massonieae* and 17 genera of *Hyacintheae* is presented. The genus *Pseudoprospero* forms a sister genus to the rest of subfamily *Hyacinthoideae*. The genera *Merwilla*, *Eucomis*, *Schizocarphus*, *Ledebouria* and *Drimiopsis* occupy basal positions within *Massonieae*. Members of the genera *Pseudoprospero*, *Merwilla* and *Schizocarphus* were formerly included within *Scilla*. The phylogenetic position and the morphology of the seeds of these taxa clearly indicate that there is no evidence for this decision and, therefore, a narrow concept of the genus *Scilla* is supported. *Ledebouria* and *Drimiopsis* form a strongly supported clade as well as the genera *Daubenya*, *Amphisiphon*, *Androsiphon*, *Massonia angustifolia* and *M. zeyheri*. Phylogenetic position and seed morphology indicate that *Massonia angustifolia* and *M. zeyheri* certainly do not belong to the genus *Massonia*. *Whiteheadia* occupies a basal position next to *Massonia*. *Lachenalia*, *Periboea* und *Polyxena* form a strongly supported clade. Seeds of these three genera show similarities and are difficult or even impossible to distinguish. The large genus *Lachenalia* shows considerable genetic differentiation and therefore provides possibilities for further subdivisioning. Members of *Lachenalia* also show high diversity in morphological characteristics of the seed. Correlations between number, size and colour of seeds, geographical distribution and phylogenetic position of the genera are discussed. For members of the genera *Ledebouria* and *Lachenalia* seed appendages are documented. The rare phenomenon of stomata on the seed coat is documented in *Ledebouria floribunda*. Within the genera of *Massonieae* there is a tendency of bending the axis of the seeds. This phenomenon ist most obvious within the genus *Lachenalia*.

Zusammenfassung: WETSCHNIG W., PFOSSER M. & G. PRENNER (2002): Zur Samenmorphologie der *Massonieae* BAKER 1871 (*Hyacinthaceae*) im Lichte phylogenetisch interpretierter molekularer Befunde. — Stapfia **80**: 349-379.

Die Tribus *Massonieae* umfaßt derzeit etwa 19 Gattungen und 230 Arten. Von Vertretern aus 13 Gattungen der Tribus *Massonieae* (*Hyacinthaceae*) wurden samenmorphologische Merkmale erhoben und die Unterschiede zwischen diesen Gattungen werden beschrieben. 32 samenmorphologisch charakteristische Arten werden rasterelektronenmikroskopisch dargestellt. Die samenmorphologischen Befunde eignen sich zur Gattungsabgrenzungen und zeigen weitgehende Übereinstimmungen mit den molekularen Ergebnissen. Auf der Basis molekularer Merkmale wurde ein Phylogramm von Vertretern aus 15 Gattungen erstellt. Demnach stellt die Gattung *Pseudoprospero* eine

Schwestergattung zum Rest der Unterfamilie *Hyacinthoideae* dar. Die Gattungen *Merwilla*, *Eucomis*, *Schizocarphus*, *Ledebouria* und *Drimiopsis* stehen an basalen Stellen des Phylogramms. Die Arten der Gattungen *Pseudoprospero*, *Merwilla* and *Schizocarphus* waren früher in der Gattung *Scilla* inkludiert. Die phylogenetische Position und die Samenmorphologie dieser Taxa zeigt deutlich, dass hiefür keine Anhaltspunkte existieren und rechtfertigen ein enges Konzept der Gattung *Scilla*. *Ledebouria* und *Drimiopsis* bilden einen gut abgesicherten Clade ebenso wie die Gattungen *Daubenya*, *Amphisiphon*, *Androsiphon*, *Massonia angustifolia* und *M. zeyheri*. Die phylogenetische Position und die samenmorphologischen Befunde zeigen, dass diese beiden *Massonia*-Arten sicherlich nicht zur eigentlichen Gattung *Massonia* gehören. *Whiteheadia* erscheint an der Basis der eigentlichen Gattung *Massonia*. *Lachenalia*, *Periboea* und *Polyxena* bilden einen gut abgesicherten Clade. Die Samen dieser drei Gattungen zeigen sehr große Ähnlichkeit und sind kaum bis nicht unterscheidbar. Die artenreiche Gattung *Lachenalia* zeigt eine hohe genetische Differenziertheit und bietet deshalb Möglichkeiten für eine weitere Aufgliederung. *Lachenalia* zeigt auch die größte Vielfalt in der Gestaltung der Samen. Zusammenhänge zwischen Samenzahl, Samengröße, Samenfarbe, geographischer Verbreitung und phylogenetischer Stellung der Gattungen werden diskutiert. Für Vertreter der Gattungen *Ledebouria* und *Lachenalia* werden Samenanhängsel nachgewiesen und dargestellt. An Samen von *Ledebouria floribunda* wurde das seltene Phänomen von Spaltöffnungen in der Samenschalenepidermis nachgewiesen. Innerhalb der *Massonieae* kann eine Tendenz zur Krümmung der Samenachse beobachtet werden. Die deutlichste Ausprägung dieses Phänomens zeigt die Gattung *Lachenalia*.

Key words: *Massonieae*, *Hyacinthoideae*, *Hyacinthaceae*, seed morphology, phylogenetics, plastid DNA sequences, flora of Southern Africa.

Einleitung

In den letzten Jahren wurde wiederholt gezeigt, dass sich die *Hyacinthaceae* BATSCH aufgrund molekularer, chemotaxonomischer, morphologischer und cytologischer Merkmale in vier Unterfamilien gliedern lassen (PFOSSER & SPETA 1999; 2001; SPETA 1998a, b). Innerhalb der *Hyacinthoideae* LINK ist eine weitere Aufteilung der Gattungen in die Triben *Hyacintheae* DUMORT. und *Massonieae* BAKER vorgeschlagen worden (SPETA 1998a), wobei die Tribus *Massonieae* ausschließlich aus Gattungen besteht, die in Afrika südlich der Sahara, auf Madagaskar, auf der arabischen Halbinsel und auf dem indischen Subkontinent vorkommen. Demgegenüber sind die Gattungen der *Hyacintheae* als nordhemisphärische, mediterran-eurasiatische Florenelemente geographisch klar abgegrenzt.

Innerhalb der Tribus *Massonieae* ist weder das Arteninventar abgeschlossen noch das Gattungsinventar und -konzept eindeutig definiert. So beschreiben etwa MÜLLER-DOBLIES U. & D. (1997) eine neue Gattung der *Massonieae* und gliedern die Tribus in 15 Gattungen. SPETA (1998b) beschreibt drei neue Gattungen der *Massonieae* und gliedert die Tribus ebenfalls in 15 Gattungen (SPETA 1998a). Schon PFOSSER & SPETA (1999) stellen die Eigenständigkeit der Gattungen *Daubenya*, *Androsiphon* und *Amphisiphon* in Frage. GOLDBLATT & MANNING (2000) schließlich, stellen die monotypischen Gattungen *Androsiphon* und *Amphisiphon* sowie *Neobakeria namaquensis* und *Massonia angustifolia* zur Gattung *Daubenya*. Wie andere Autoren auch inkludieren sie einzelne Arten der südafrikanischen *Hyacinthaceae* in einer weit gefassten Gattung *Scilla* L. Dieses weite Gattungskonzept ist allerdings aufgrund bisheriger phylogenetischer Untersuchungen nicht haltbar (PFOSSER & SPETA 1999). Die vorliegende Arbeit soll daher versuchen, durch die Analyse samenmorphologischer

und molekularer Merkmale weitere Daten für eine Gattungsgliederung innerhalb der *Massonieae* zu liefern.

Material und Methoden

Vertreter von 13 der 19 in SPETA (1998) und MÜLLER-DOBLIES U. & D. (1997) behandelten Gattungen der *Massonieae* konnten samenmorphologisch untersucht und sequenziert werden (Tab. 1). Von *Drimiopsis* und *Pseudoprospero* konnten zwar Sequenzen erstellt werden, Samen standen aber nicht zur Verfügung. Die Gattungen *Avonsera* SPETA, *Namophila* U. & D. MÜLLER-DOBLIES, *Neobakeria* SCHLTR. (sensu MÜLLER-DOBLIES U. & D. 1997) und *Resnova* MERWE konnten aus Materialmangel nicht untersucht werden.

Tab. 1: Untersuchte Herkünfte, nach Gattungen alphabetisch sortiert. Von *Lachenalia* wurden Samenproben von 60 Arten studiert. In der Tabelle sind von diesen nur die vermessenen bzw. sequenzierten Arten angeführt.

Abkürzungen: BG = Botanischer Garten, LP = Literatur (PFOSSER & SPETA 1999), LS = Literatur (STEDJE 1998), REM = rasterelektronenmikroskopisch untersucht, SA = Samenmaterial untersucht, SAS = Südafrikanische Sämereien, SH = Samen- und Pflanzenhandel, SHS = Silverhill Seeds, SQ = Sequenz ermittelt, W = Material von bekanntem Wildstandort, WW = W. Wetschnig.

Species	SA	SQ	REM	Typ	Sammler	Herkunft
***Amphisiphon** stylosa* W.F. BARKER	x		x	W	WW 1120	S-Afr., Cape Province
-"-	x			W	WW 1127	S-Afr., Cape Province
-"-	x			W	WW 1128	S-Afr., Cape Province
-"-	x	x		W	WW 1144	S-Afr., Cape Province
-"-		x		W	WW 1160	S-Afr., Cape Province
***Androsiphon** capense* SCHLTR.	x	x	x	W	WW 1129	S-Afr., Cape Province
-"-	x			W	WW 1112	S-Afr., Cape Province
***Daubenya** aurea* LINDL.	x		x	W	WW 1107	S-Afr., Cape Province
-"-	x			W	WW 1108	S-Afr., Cape Province
-"-		x		W	WW 1162	S-Afr., Cape Province
***Drimiopsis** barteri* BAKER		LS		W	Bjornstad 1158	Tanzania: Iringa District
Drimiopsis botryoides BAKER subspec. *prostrata* B.STEDJE		LS		W	Nordal 1600	Tanzania: Uzaramo District
Drimiopsis maculata LINDL.		LP		BG	Speta	B. G. Linz
Drimiopsis spec.		x		BG	Pfosser	B. G. Tsimbazaza
***Eucomis** autumnalis* (MILL.) CHITT.	x			SH		SHS
-"-	x			SH		SAS
Eucomis bicolor BAKER	x		x	SH		SAS
-"-	x			SH		SHS
Eucomis cf. *comosa* (HOUTT.) WEHRH.	x			BG		Manchester Univ. Exp. Gardens
Eucomis montana COMPTON	x		x	SH		SAS
Eucomis pole-evansii N.E.BR.	x			SH		SAS
-"-	x			SH		SHS
Eucomis cf. *pole-evansii* N.E.BR.	x			BG		Manchester Univ. Exp. Gardens
Eucomis punctata (THUNB.) L'HERIT.		LP		BG	Speta	B. G. Linz
Eucomis regia (L.) L'HERIT.	x		x	SH		SAS
-"-	x			SH		SHS
Eucomis zambesiaca BAKER	x			BG		Manchester Univ. Exp. Gardens
***Lachenalia** aloides* (L.f.) ENGL.		LP		BG	Pfosser	B. G. Wien

Species	SA	SQ	REM	Typ	Sammler	Herkunft
-"-	x		x	SH		SHS
Lachenalia angelica W.F.BARKER	x		x	SH		SHS
Lachenalia bulbifera (CYR.) ENGL.	x		x	SH		SAS
Lachenalia congesta W.F.BARKER	x			SH		SHS
Lachenalia liliflora JACQ.	x		x	SH		SHS
Lachenalia mathewsii W.F.BARKER	x		x	SH		SAS
Lachenalia namibiensis W.F.BARKER		LP		W	Müller-Doblies	Namibia
Lachenalia pallida AITON		LP		BG	Pfosser	B. G. Wien
Lachenalia cf. *pusilla* JACQ.	x	x	x	W	WW 1115	S-Afr., Cape Province
-"-	x	x	x	W	WW 1146	S-Afr., Cape Province
-"-		x		W	WW 1164	S-Afr., Cape Province
Lachenalia rubida JACQ.	x	x	x	W	WW 1131	S-Afr., Cape Province
Lachenalia spec.		x		W	WW 1110	S-Afr., Cape Province
-"-		x		BG	WW 1168	B. G. Wuppertal (als *L. pallida*)
Lachenalia undulata MASSON ex BAK.	x		x	SH		SHS
Lachenalia zebrina W.F.BARKER	x		x	SH		SAS
***Ledebouria** cordifolia* (BAKER) STEDJE & THULIN		LS		W	Nordal & Stedje 2409	Malawi, Nyika plateau
Ledebouria floribunda (BAKER) JESSOP	x		x	BG	WW 1433	Kirstenbosch Nat. B. G.
-"-	x		x	W	WW 1431	S-Afr., Cape Province
Ledebouria indica		x		W	Sumita Jha SI24	Indien
Ledebouria kirkii (BAKER) B.STEDJE & M.THULIN		x		BG	Pfosser	B. G. Wien
Ledebouria revoluta (L.f.) JESSOP		LS		W	Nordal 2082	Zimbabwe
Ledebouria socialis (BAKER) JESSOP		LP		BG	Pfosser	B. G. Wien
Ledebouria somalensis (BAKER) STEDJE & THULIN		LS		W	Nordal 2296	Ethioia, Bale region
Ledebouria spec.2	x		x	W	WW 1419	S-Afr., Cape Province
Ledebouria spec.3	x		x	W	WW 1421	S-Afr., Cape Province
Ledebouria spec.4	x	x	x	W	WW 1412	S-Afr., Cape Province
Ledebouria spec.		x		BG	Pfosser	B. B. Tsimbazaza
-"-		x		W	Ebert	Guinea: Timbo
***Massonia** angustifolia* L.f.	x	x	x	W	WW 1101	S-Afr., Cape Province
Massonia depressa HOUTT.	x	x	x	W	WW 1140	S-Afr., Cape Province
-"-	x	x		W	WW 1142	S-Afr., Cape Province
-"-	x			SH		SHS
Massonia cf. *depressa* HOUTT.	x	x		W	WW 1136	S-Afr., Cape Province
Massonia echinata L.f.	x			SH		SHS
Massonia cf. *echinata* L.f.	x	x		W	WW 1135	S-Afr., Cape Province
-"-	x	x	x	W	WW 1137	S-Afr., Cape Province
Massonia pustulata JACQ.	x	x	x	W	WW 1148	S-Afr., Cape Province
Massonia pygmaea KUNTH (= *M. heterandra*)	x		x	W	WW 1123	S-Afr., Cape Province
Massonia cf. *pygmaea* KUNTH		x		W	WW 1161	S-Afr., Cape Province
Massonia cf. *tenella* SOLAND. ex BAKER	x			W	WW 1116	S-Afr., Cape Province
-"-	x	x	x	BG	WW 1145	S-Afr., Cape Province
Massonia zeyheri KUNTH	x	x	x	W	WW 1109	S-Afr., Cape Province
-"-		x		W	WW 1153	S-Afr., Cape Province
Massonia spec.	x	x		W	WW 1134	S-Afr., Cape Province
Massonia spec.	x	x		W	WW 1138	S-Afr., Cape Province
-"-	x	x	x	W	WW 1139	S-Afr., Cape Province
-"-	x	x		W	WW 1143	S-Afr., Cape Province
-"-	x	x		W	WW 1133	S-Afr., Cape Province
-"-	x			W	WW 1141	S-Afr., Cape Province
-"-	x	x		W	WW 1132	S-Afr., Cape Province

Species	SA	SQ	REM	Typ	Sammler	Herkunft
***Merwilla** natalensis* (PLANCHON) SPETA	x		x	BG	WW 1534	Kirstenbosch NBG 1987
-"-	x			BG		Kirstenbosch NBG 2001
Merwilla spec.1		LP		BG	Puff	B. G. Wien
Merwilla spec.2		LP		BG	Puff	B. G. Wien
Merwilla spec.3		x		BG	Pfosser	B. G. Wien
***Periboea** oliveri* U. & D. MÜLLER-DOBLIES	x	x	x	W	WW 0005	S-Afr., Cape Province
Periboea paucifolia (W.F.BARKER) U. & D. MÜLLER-DOBLIES		x		W	WW 1154	S-Afr., Cape Province
-"-	x			W	WW 1111	S-Afr., Cape Province
-"-	x			SH		SHS
Periboea corymbosa (L.) KUNTH	x			SH		SHS (als *Polyxena c.*)
***Polyxena** ensifolia* (THUNB.) SCHÖNL.	x	x		W	WW 1104	S-Afr., Cape Province
-"-	x	x		W	WW 1113	S-Afr., Cape Province
-"-	x		x	W	WW 1114	S-Afr., Cape Province
-"-	x	x		BG	WW 1147	Worcester B.G.
-"-		x		W	WW 1150	S-Afr., Cape Province
-"-		x		W	WW 1156	S-Afr., Cape Province
-"-	x	x		W	WW 1157	S-Afr., Cape Province
-"-	x			SH		SHS
Polyxena spec.	x	x		SH		SHS (als *Neobak. ang.*)
Polyxena spec. nov.	x			SH		SHS
***Pseudoprospero** firmifolium* (BAKER) SPETA		x		W	WW 1322	S-Afr., Cape Province
***Schizocarphus** nervosus* (BURCH.) MERWE		LS		W	Stedje 94/15	Zimbabwe, Chimanimani Mts.
-"-	x		x	SH		SHS
***Veltheimia** bracteata* HARV. ex BAKER		x		W	WW 1525	S-Afr., Cape Province
-"-	x	x		SH		SAS
-"-	x	x		BG	WW 1536	B.G. Wilhelma, Stuttgart (als *V. capensis*)
-"-		LP		BG	Speta	B. G. Linz
-"-	x		x	BG	WW 1535	B.G. Wilhelma, Stuttgart
-"-	x			BG		Univ. of Toronta B. G.
-"-	x			SH		SHS
Veltheimia capensis (L.) DC.	x			SH		SHS
-"-	x			BG		H. B. Barcinonensis
***Whiteheadia** bifolia* (JACQ.) BAKER		x		SH	WW 1163	RareExotics
-"-			x	W	WW 1130	S-Afr., Cape Province
Whiteheadia etesiogaripensis U. & D. MÜLLER-DOBLIES		LP		W	Lavranos & Pehlemann	Namibia: Namuskluft

Morphologische Analyse: Von insgesamt 160 Samenproben wurden 88 detailliert morphologisch untersucht (Tab. 1). Von diesen stammen 37 vom Wildstandort, die restlichen Proben wurden vom Samenhandel und von Botanischen Gärten bezogen. Aus Samenproben von insgesamt 60 Arten der Gattung *Lachenalia* wurden 11 besonders markante Typen ausgewählt und morphologisch detailliert untersucht. Alle morphologischen Untersuchungen wurden an voll entwickelten und ausgereiften, trockenen Samen durchgeführt.

Das Samengewicht wurde ermittelt, indem das Gesamtgewicht von mindestens 10 Samen auf tausendstel Gramm genau gewogen wurde. Daraus wurde der arithmetische Mittelwert errechnet. Die Samengröße wurde an jeweils einem Samen durchschnittlicher Größe mittels einer Schublehre auf zehntel Millimeter genau vermessen.

Zweiunddreißig samenmorphologisch charakteristische Arten aus 13 Gattungen werden rasterelektronenmikroskopisch dargestellt (Tab. 1). Hiefür wurden luftgetrocknete Samen mit Leit-Tabs auf Aluminiumtischchen aufgebracht, am Institut für Pflanzenphysiologie der Karl-Franzens-Universität Graz in einem Agar Sputter Coater mit Gold besputtert und mit einem Philips XL 30 ESEM Rasterelektronenmikroskop bei 20 kV untersucht und dokumentiert. Für Habitusaufnahmen wurden die Samen so orientiert, dass sich der chalazale Pol stets links, der mikropylare Pol stets rechts befindet. In Seitenansichten weist die Raphe nach oben.

Phylogenetische Analyse: Insgesamt wurden die Sequenzen von 66 Herkünften zur Erstellung phylogenetischer Bäume herangezogen (Tab. 1). Davon sind 16 bereits veröffentlicht (6 in STEDJE 1998, 10 in PFOSSER & SPETA 1999). Die Sequenzen der 50 neuen Herkünfte werden in einer parallelen Studie publiziert werden.

DNA wurde aus frischem Blattmaterial bzw. direkt aus Samen unter Verwendung eines CTAB-Extraktionspuffer gewonnen (PFOSSER & SPETA 1999). Zwei nicht kodierende Bereiche des Chloroplastengenoms wurden sequenziert. Das trnL(UAA)-Intron und der intergenische Spacer zwischen dem trnL(UAA)-3'Exon und dem trnF(GAA)-Gen wurden gemeinsam in einer PCR Reaktion amplifiziert. Die daraus resultierenden doppelsträngigen DNA Fragmente wurden direkt in einem automatischen Sequenzierer (ABI377, Perkin Elmer, UK) nach dem DYEnamicET cycle sequencing-Protokoll sequenziert. Beide DNA Stränge wurden unter Verwendung von "nested" Primern wie bereits früher beschrieben (PFOSSER & SPETA 1999) sequenziert. Sequenzmanipulationen wurden mit der GCG Software (Genetics Computer Group 1994) auf einem Digital Alpha 1000A 5/400 Server unter dem Betriebssystem Unix V.4.0D durchgeführt. Phylogenetische Analysen der DNA Sequenzmatrix wurden mit dem Computerprogramm PAUP* Version 4.0b4 durchgeführt. Konfidenzgrenzen für die Baumtopologien wurden unter Verwendung des Bootstrap-Algorithmus (FELSENSTEIN 1985) bei 10.000 Wiederholungen bestimmt. Die Baumtopologie der einzelnen sequenzierten Arten wurde unter Verwendung des Computerprogrammes MacClade (MADDISON & MADDISON 1992) zur besseren Übersichtlichkeit auf monophyletische Gruppen reduziert und als Dreiecksfläche in den Bäumen dargestellt. Taxa, die monophyletischen Gruppen nicht zugeordnet werden konnten, sind als Einzelanalysen in den Bäumen ausgewiesen.

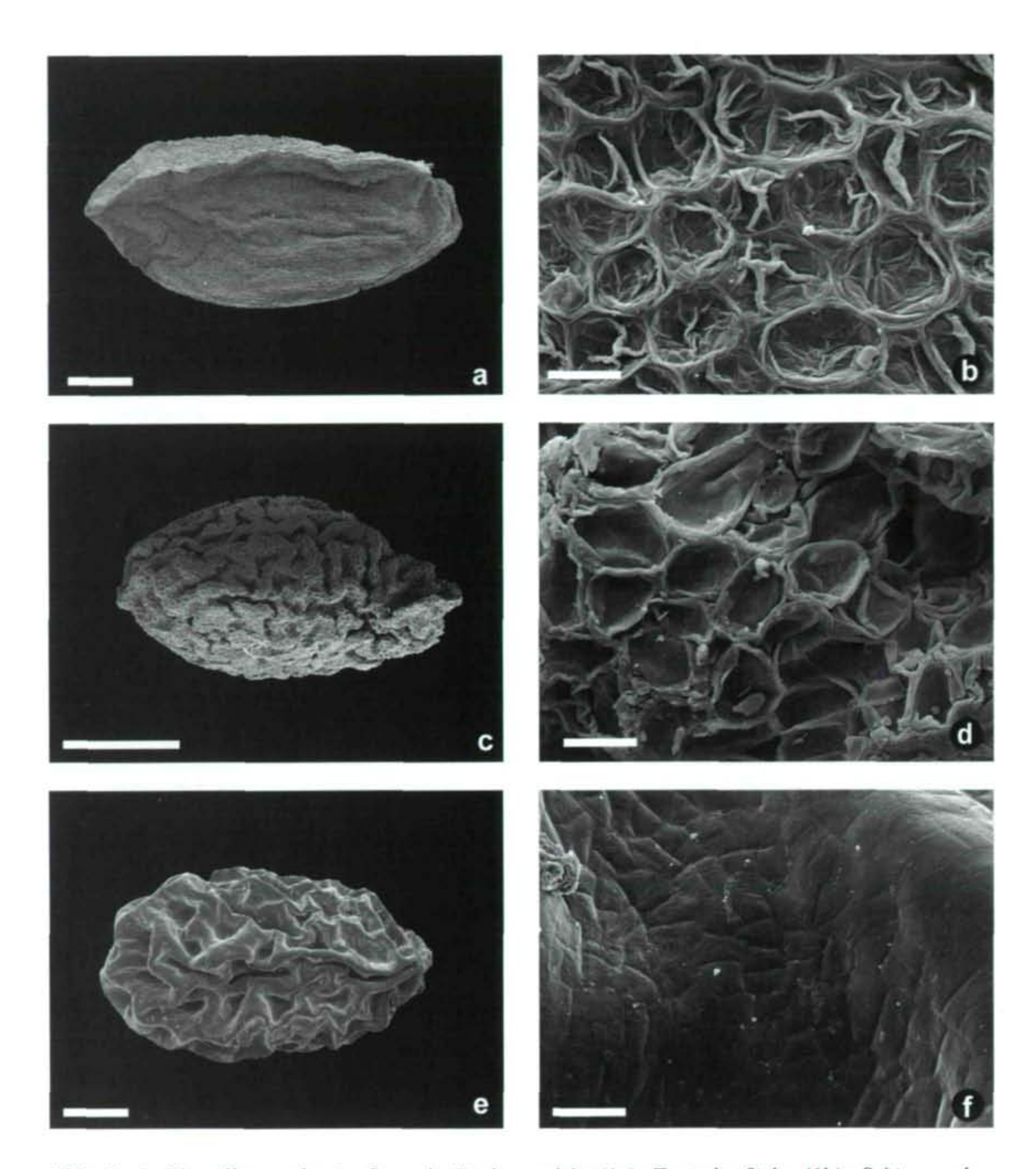


Abb. 1a-f: *Merwilla natalensis*: Same in Raphenansicht (**1a**), Testaoberfäche (**1b**); *Schizocarphus nervosus*: Same in Raphenansicht (**1c**), Testoberfläche (**1d**); *Ledebouria floribunda*: Same in Raphenansicht (**1e**), Testaoberfläche (**1f**); (Meßstrich in a, c und e= 1mm, in b, d und f= 50µm).

Ergebnisse

Morphologische Analyse:

***Merwilla* SPETA 1998** (Abb. 1a-b)

Gewicht: 0,0045 g.

Länge/Breite/Höhe: 6,4/an der breitesten Stelle 3,4/1-2,3 mm.

Die Form des Samens ist in der Seitenansicht stumpf-dreieckig bis leicht sichelförmig (Abb. 1a). Die Samenachse ist gerade. Im Querschnitt ist der Same zusammengedrückt flach-elliptisch oder flach-elliptisch mit einer markanten Mittelrippe bis flach-dreieckig. Die Testa bildet über den Seitenkanten und über der Mittelrippe des Endosperms schwache Flügel aus.

Das Endosperm ist in der Raphenansicht abgeflacht-keulenförmig bis ausgebaucht-spindelförmig. An der Breitseite kann eine gekielte Rippe ausgebildet sein. Es ist gelblich gefärbt und deutlich weicher als bei den übrigen untersuchten *Massonieae*.

Der im Querschnitt zusammengedrückte Embryo liegt gestreckt in der Längsachse des Endosperms. Er ist nur geringfügig kürzer als das Endosperm.

Die Testa ist hellbraun bis beige gefärbt und leicht zusammendrückbar. Mit einer Präpariernadel ist sie leicht ablösbar, wobei sie bröselig zerfällt. Die Grobstruktur der Testaoberfläche besteht aus polygonalen bis undeutlich polygonalen Feldern mit einem Durchmesser von ca. 50-70 µm (Abb. 1b). Die Ränder dieser Felder sind erhaben und entspechen höchstwahrscheinlich Zellgrenzen. Die Testaoberfläche wirkt matt.

Das Leitbündel verläuft in einer oft schwach flügelartig ausgebildeten Kante der Testa. Die Raphe ist äußerlich nicht erkennbar.

Samenmaterial stand leider nur von einer (*Merwilla natalensis*) der cirka fünf Arten der Gattung zur Verfügung. Die Samen dieser Art unterscheiden sich durch die Form des Samens, die helle Färbung der Testa und das gelb gefärbte und weiche Endosperm sehr deutlich von allen anderen Gattungen. Auch die weiche Beschaffenheit der Testa sowie die Testaoberfläche ist sehr charakteristisch und findet sich in ähnlicher Form nur bei *Schizocarphus*.

***Schizocarphus* MERWE 1943** (Abb. 1c-d)

Gewicht: 0,0022 g.

Länge/Breite/Höhe: 2,3/1,5-(1,7)/1,4-1,5 mm.

Die Form des Samens ist ellipsoidisch (einem Ellipsoid ähnlich) bis eiförmig mit gelegentlichen flachen Facetten (Abb. 1c). Die Samenachse ist gerade. Der Querschnitt ist rund bzw. manchmal tangential abgeflacht.

Die Form des Endosperms ist ellipsoidisch. Es ist hyalin-farblos bis weißlich gefärbt und härter als jenes von *Merwilla natalensis*.

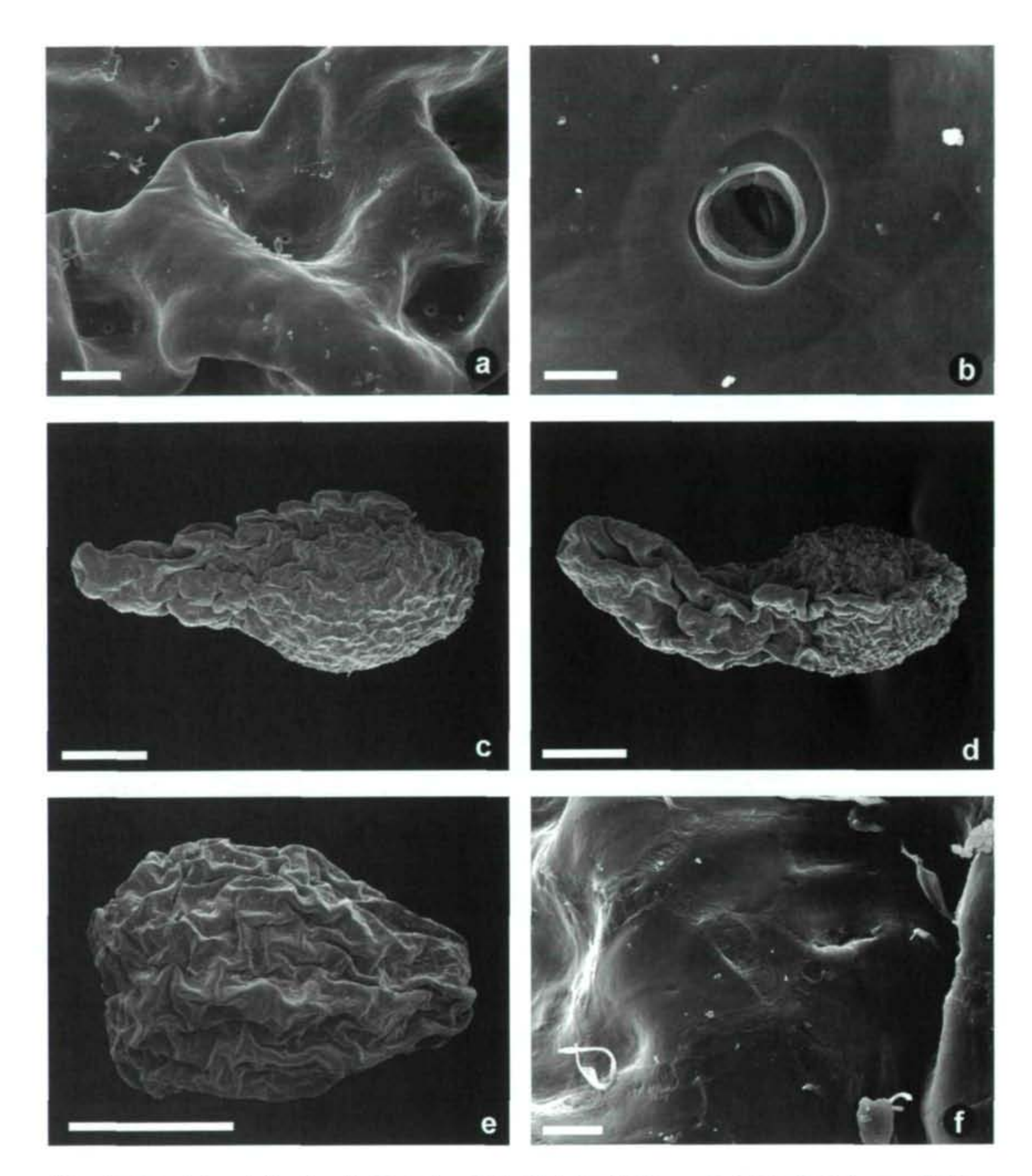


Abb. 2a-f: *Ledebouria floribunda*: Testaoberfläche (**2a**), Spaltöffnung der Testa (**2b**); *L.* spec. 2: Same in Seitenansicht (**2c**); *L.* spec. 3: Same in Raphenansicht (**2d**); *L.* spec. 4: Same in Seitenansicht (**2e**), Testaoberfläche (**2f**); (Meßstrich in a= 200µm, in b und f= 20µm, in c, d und e= 1mm).

Der Embryo liegt gestreckt in der Längsachse des Endosperms. Seine relative Länge beträgt etwa 80% der Endospermlänge. Am mikropylaren Pol ragt er über den Umriß des Endosperms hinaus.

Die Testa ist schwarzbraun gefärbt. Sie ist weich und fragmentiert bei mechanischer Zerstörung bröselig. Die Grobstruktur der Testaoberfläche besteht aus hirnartig eng aneinanderliegenden, geschwungenen Falten (Abb. 1c). Die Oberfläche dieser Falten

ist mit polygonalen bis rundlichen Feldern bedeckt. Diese haben einen Durchmesser von ca. 30-50 µm (Abb. 1d). Die Testaoberfläche zeigt einen schwachen Glanz.

Die Raphe ist nicht deutlich sichtbar, kann aber teilweise als Scheitel in den Testafalten erkannt werden. Das Hilum ist meist sichtbar, aber klein und unauffällig ausgebildet.

Von dieser, etwa. 5 Arten umfassenden Gattung stand nur Samenmaterial von *Schizocarphus nervosus* zur Verfügung. Die größten Ähnlichkeiten bestehen zu *Merwilla natalensis*. Allerdings ist bei *S. nervosus* die schwarzbraune Testa in charakteristische, hirnförmige Falten gelegt, wie sie in dieser Form nur hier auftreten.

***Ledebouria* ROTH 1821** (Abb. 1e-2f)

Gewicht: *L. floribunda*: 0,0181 g, *L.* spec.2: 0,0035 g, *L.* spec.3: 0,0055 g, *L.* spec.4: 0,0022 g.

Länge/Breite/Höhe/Länge des Anhängsels: *L. floribunda*: 6,2/3(1,5)/2,4/1,8 mm, *L.* spec.2: 4,7/1,7(0,9)/1,5/2,3 mm, *L.* spec.3: 4,8/1,9(0,9)/1,6/2,3 mm, *L.* spec.4: 2,3/1,3(0,6)/1,3/0 mm.

Die Form des Samens ist geprägt von dem ellipsoidischen bis fassförmigen Endosperm (Abb. 2e) und dem fingerförmigen Anhängsel am chalazalen Pol (Abb. 2c, 2d). Die Samenachse ist gerade.

Das ellipsoidische bis fassförmige Endosperm ist hart und hyalin-farblos bis weißlich gefärbt.

Der Embryo liegt gestreckt in der Längsachse des Endosperms. Er ist etwa so lange wie das Endosperm oder geringfügig länger. Wie bei *Eucomis* kann er mit seinem mikropylaren Pol über den Umriß des Endosperms hinausragen. Zum Teil erreicht er auch am chalazalen Pol das Endospermende.

Von den von uns untersuchten Sippen ist *L.* spec.4 die einzige Art mit schwarz gefärbter Testa. Bei den übrigen Arten ist die Testa hell- bis dunkelbraun gefärbt. Bei *L.* spec.2 hebt sich das gelblich gefärbte Anhängsel deutlich vom ansonsten braunen Samen ab. Bei *L. floribunda* ist die Testa sowohl am Anhängsel als auch über dem Endosperm braun gefärbt. Im Bereich des Hilums hebt sich jedoch ein gelb gefärbter Bereich deutlich ab. Hier ist eine polygonale Felderung erkennbar und einzelne dieser Felder sind auffällig dunkelbraun bis schwarz gefärbt. Diese polygonale Felderung ist im Rasterelektronenmikroskop nicht sichtbar.

Die Testa ist bei allen untersuchten Arten gefaltet, wobei mit Ausnahme von *L.* spec. 4 an diesen Falten ein polygonales Muster erkennbar ist, das wohl Zellgrenzen entsprechen dürfte (Abb. 1f). Bei *L. floribunda* ist in jeder Eintiefung der Testafalten eine Spaltöffnung zu finden (Abb. 2a, 2b). Mit Ausnahme von *L.* spec.4 weisen alle untersuchten Arten ein mehr oder weniger großes Anhängsel auf. Diese Anhängsel beginnen als markante Falte über dem Leitbündel. Während bei einigen Sippen nur einige höhere Falten über der Chalaza gebildet werden (Abb. 1e), setzt das Anhängsel bei anderen Sippen die Längsachse des Endosperm fort und erreicht annähernd die halbe Länge des gesamten Samens (Abb. 2d). Das Innere der Anhängsel weist im trockenen Zustand eine großlumige, schwammartige Struktur auf.

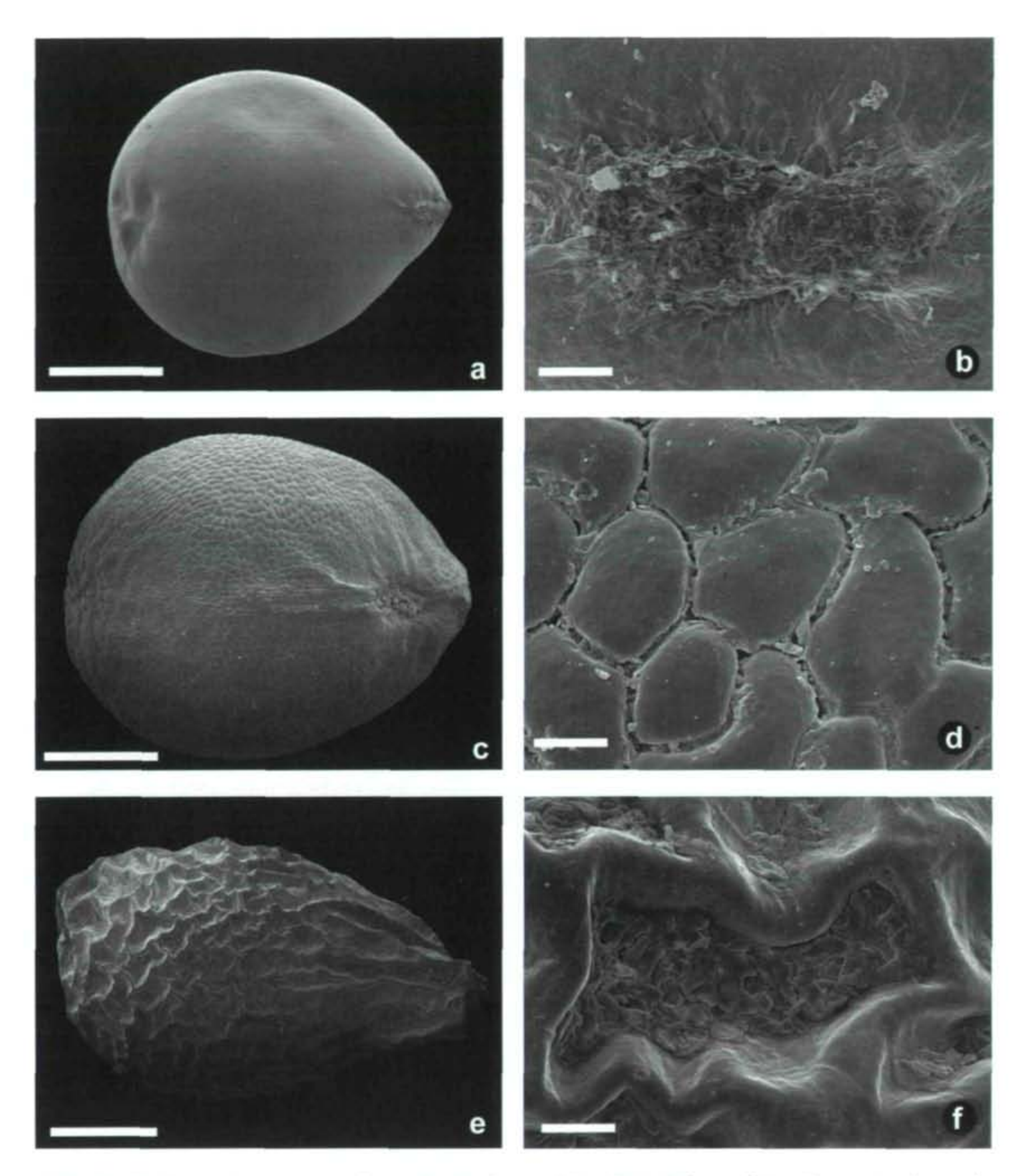


Abb. 3a-f: *Eucomis montana*: Same in Raphenansicht (**3a**), Hilum (**3b**); *E. regia*: Same in Raphenansicht (**3c**), Testaoberfläche (**3d**); *E. bicolor*: Same in Seitenansicht (**3e**), Testaoberfläche (**3f**); (Meßstrich in a, c und e=1mm, in b= 100µm, in d und f= 50µm).

Alle untersuchten Arten zeigen einen starken Glanz. Bei *L.* spec.4 finden sich an den Rücken der Testafalten Strukturen die als flache, gedehnte Risse in der Testaoberfläche interpretiert werden können (Abb. 2f).

Die Oberfäche der Testa ist über dem Endosperm deutlich härter als bei *Merwilla* und *Schizocarphus*. Wird die Testa mechanisch zerstört, bricht sie kleinbröselig. Im Bereich des Anhängsels ist die Testaoberfläche oft deutlich weicher und zäher als über dem Endosperm.

Das Hilum ist unauffällig und oft auch zwischen den Testafalten schwer sichtbar. Die Raphe ist durch eine deutliche Längsfalte über dem Leitbündel meist gut sichtbar. Dies gilt besonders für die Arten mit Anhängsel. Bei diesen erstreckt sich über der Raphe eine markante Falte, die oft schon in Hilumnähe beginnt und dann in das Anhängsel übergeht (Abb. 2d).

Die systematisch zum Teil noch recht mangelhaft bearbeitete Gattung *Ledebouria* umfasst etwa 50 Arten. Die fünf in dieser Studie vorgestellten Arten stellen also nur einen sehr bescheidenen Ausschnitt dar. Die größten Ähnlichkeiten bestehen zur Gattung *Eucomis*, von der sich die von uns untersuchten Arten durch meist kleinere Samen, eine stärker gefaltete Testa und das Auftreten von Anhängseln unterscheiden. Eine der *Ledebouria*-Arten (*L.* spec.4) zeigt im Gegensatz zu *Eucomis* auch eine tiefschwarze Testafärbung.

***Eucomis* L'HER 1789** (Abb. 3a-f)

Gewicht: 0,0062 g (*E.* cf. *comosa*) bis 0,0222 g (*E. regia*).

Länge/Breite/Höhe: 4,1/3,0/3,0 mm (*E. regia*) bis 2,9/2,0/1,8 mm (*E.* cf. *comosa*).

Die Form der Samen (Abb. 3a, c, e) ist ellipsoidisch bis eiförmig, seltener sind einzelne Samen fast kugelförmig. Die Samenachse ist meist gerade, selten sehr schwach gekrümmt. Häufig sind entlang der Raphe zwei flache oder leicht konkave Flächen ausgebildet. Im Bereich der Chalaza kann teilweise eine leichte Abflachung bis leichte Eindellung ausgebildet sein. Aufwölbungen im mikropylaren Bereich können durch die Radicula - die das Endosperm ausbeult -, durch eine größere Dicke der Testa oder durch beides verursacht werden. Im Querschnitt sind die Samen annähernd kreisförmig oder stumpf dreikantig mit zwei geraden bis leicht konkaven Seiten und einer konvexen Seite.

Das Endosperm ist ellipsoidisch bis fast kugelförmig ausgebildet. Es ist hart und hyalin-farblos bis weißlich gefärbt.

Der Embryo liegt gestreckt oder – bei *E. autumnalis* und *E. bicolor* – leicht gekrümmt in der Längsachse des Endosperms. Seine Länge erreicht etwa jene des Endosperms. Während am chalazalen Pol immer eine deutliche Endospermschicht zwischen der Embryospitze und der Samenschale ausgebildet ist, durchbricht der Embryo im mikropylaren Bereich den Umriß des Endosperms und bildet hier eine Ausbuckelung. Ob das Endosperm durchbrochen wird oder ob in diesem Bereich um den Embryo eine sehr dünne Endospermschicht erhalten ist, muß noch abgeklärt werden.

Die Farbe der Testa ist braun bis schwarzbraun. Die meisten der untersuchten Sippen zeigen eine glatte Testaoberfläche (*E. montana* Abb. 3a). *E. regia* zeigt hingegen ein polygonales Oberflächenmuster (Abb. 3d) und *E. bicolor* weist eine schwach runzelige Testa auf (Abb. 3f). Alle untersuchten Arten zeigen einen meist starken Glanz. Bei *E. bicolor* sind die Felder zwischen den Testafalten durch charakteristische Strukturen (höchstwahrscheinlich Wachse) gefüllt (Abb. 3f). Die Testa ist sehr hart und mechanisch nur schwer zu beschädigen.

Das Hilum (Abb. 3b) ist immer deutlich sichtbar. Meist ist es elliptisch geformt und hebt sich durch hellere Färbung von der Testa ab. Die Raphe ist meist recht gut zu erkennen.

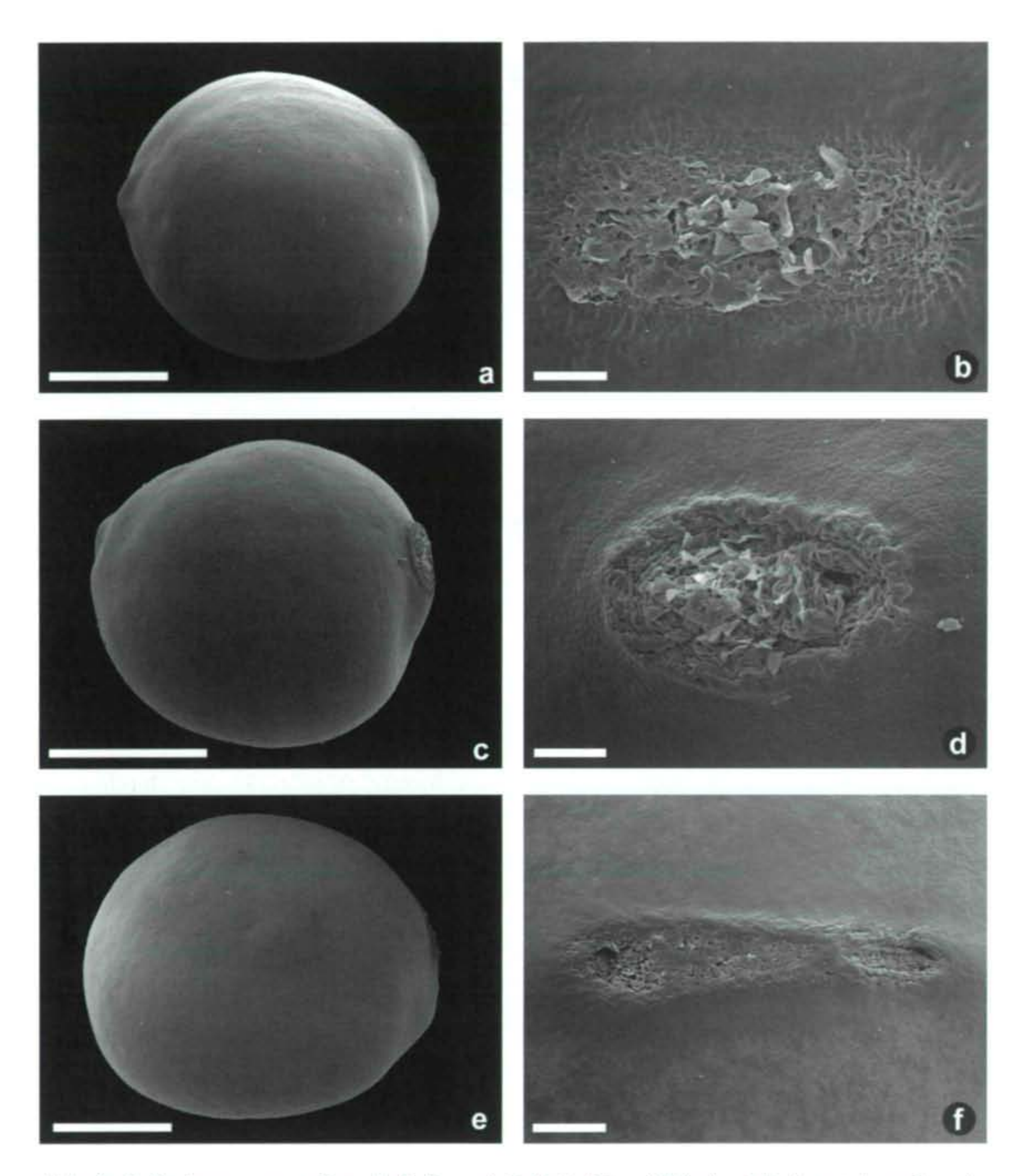


Abb. 4a-f: *Daubenya aurea*: Same in Seitenansicht (**4a**), Hilum (**4b**); *Amphisiphon stylosa*: Same in Seitenansicht (**4c**), Hilum (**4d**); *Androsiphon capense*: Same in Seitenansicht (**4e**), Hilum (**4f**); (Meßstrich in a, c und e=1mm, in b und d= 100µm, in f= 200µm).

Die Samen von *Eucomis* unterscheiden sich durch Größe und Gewicht recht markant von den meisten anderen Arten der *Massonieae*. Die größte Ähnlichkeit der Samen besteht zur Gattung *Veltheimia*. Im Gegensatz zu dieser Gattung erreicht der Embryo bei *Eucomis* etwa die Länge des Endosperms. Während die Samen von *Veltheimia* schwarz gefärbt sind, sind jene der *Eucomis*-Arten meist braun bis schwarzbraun gefärbt. Von *Ledebouria* unterscheidet sich *Eucomis* durch das Fehlen von Samenanhängseln, meist größere Samen und eine weniger stark gefaltete Testa.

***Daubenya* Lindl. 1835** (Abb. 4a-b, 5e)

Gewicht: 0,0114 g.

Länge/Breite/Höhe: 2,6/2,5/2,4 mm.

Die Form des Samens von *Daubenya aurea* (Abb. 4a) ist kugelförmig, seltener schwach ellipsoidisch. Teilweise ist im Bereich der Chalaza eine leichte Abflachung zu erkennen. Im Zentrum dieser Fläche ist die Testa manchmal leicht kegelförmig aufgewölbt. Um das Hilum ist eine zusammengedrückte Aufwölbung der Testa ausgebildet. Das Hilum liegt an der raphenseitigen Basis dieser Aufwölbung (Abb. 4a).

Die Form des Endosperms bestimmt die Grundform des Samens und ist hier kugelförmig bis schwach ellipsoidisch ausgebildet. Das Endosperm ist hart und farblos-hyalin bis weißlich gefärbt.

Der Embryo liegt gestreckt in der Längsachse des Endosperms. Er hat eine relative Länge von etwa 80 % der Endospermlänge. Der etwas verbreiterte mikropylare Pol des Embryos ragt leicht über den Umriß des Endosperms hinaus. Im Längsschnitt des Samens ist erkennbar, dass die chalazale Abflachung und die mikropylare Aufwölbung des Samens nicht in der Längsachse des Embryos, sondern schräg oberhalb der Embryopole liegen.

Die Testa ist schwarzbraun bis schwarz gefärbt, hart und sehr widerstandsfähig. Ihre Oberfäche ist stark glänzend und weist bei starker Vergrößerung eine Grobstruktur von polygonalen Feldern mit einem Durchmesser von etwa 20 µm auf (Abb. 5e).

Das Hilum (Abb. 4b) ist breit elliptisch bis eiförmig ausgebildet und durch seine hellere Färbung immer gut erkennbar. Die Raphe ist entweder nicht erkennbar oder undeutlich ausgebildet.

Die Samen der monotypischen Gattung *Daubenya* zeigen sehr große Ähnlichkeiten zu den ebenfalls monotypischen Gattungen *Amphisiphon* (Abb. 4c) und *Androsiphon* (Abb. 4e) sowie zu *Massonia angustifolia* (Abb. 5a) und *Massonia zeyheri* (Abb. 5c). Unterschiede sind nur im Bereich der Samengröße, der Färbung, dem Ausmaß der Testaaufwölbungen sowie der Testaoberfläche zu beobachten. Eine sichere Unterscheidung der Samen dieser fünf Arten erscheint uns mit den hier erhobenen Samenmerkmalen nicht möglich. Von allen übrigen Gattungen lässt sich diese Artengruppe allerdings meist unschwer durch die annähernd kugelige Form der Samen und der Testaaufwölbungen sowie durch die Samengröße unterscheiden.

***Amphisiphon* Barker 1936** (Abb. 4c-d)

Gewicht: 0,0051 g.

Länge/Breite/Höhe: 2,3/2,1/2,0 mm.

Die Samen von *Amphisiphon stylosa* (Abb. 4c) ähneln jenen von *Daubenya* mit folgenden Abweichungen: Die kegelförmigen Aufwölbungen im Bereich der Chalaza, besonders aber über der Radiculaspitze, sind immer sichtbar und meist stärker entwickelt als bei *Daubenya*. Die meisten Samen sind schwarz gefärbt. Die Form des Hilums ist elliptisch, manchmal fast rundlich. Teilweise ist es von einem flachen Wulst der Testa umgeben (Abb. 4d).

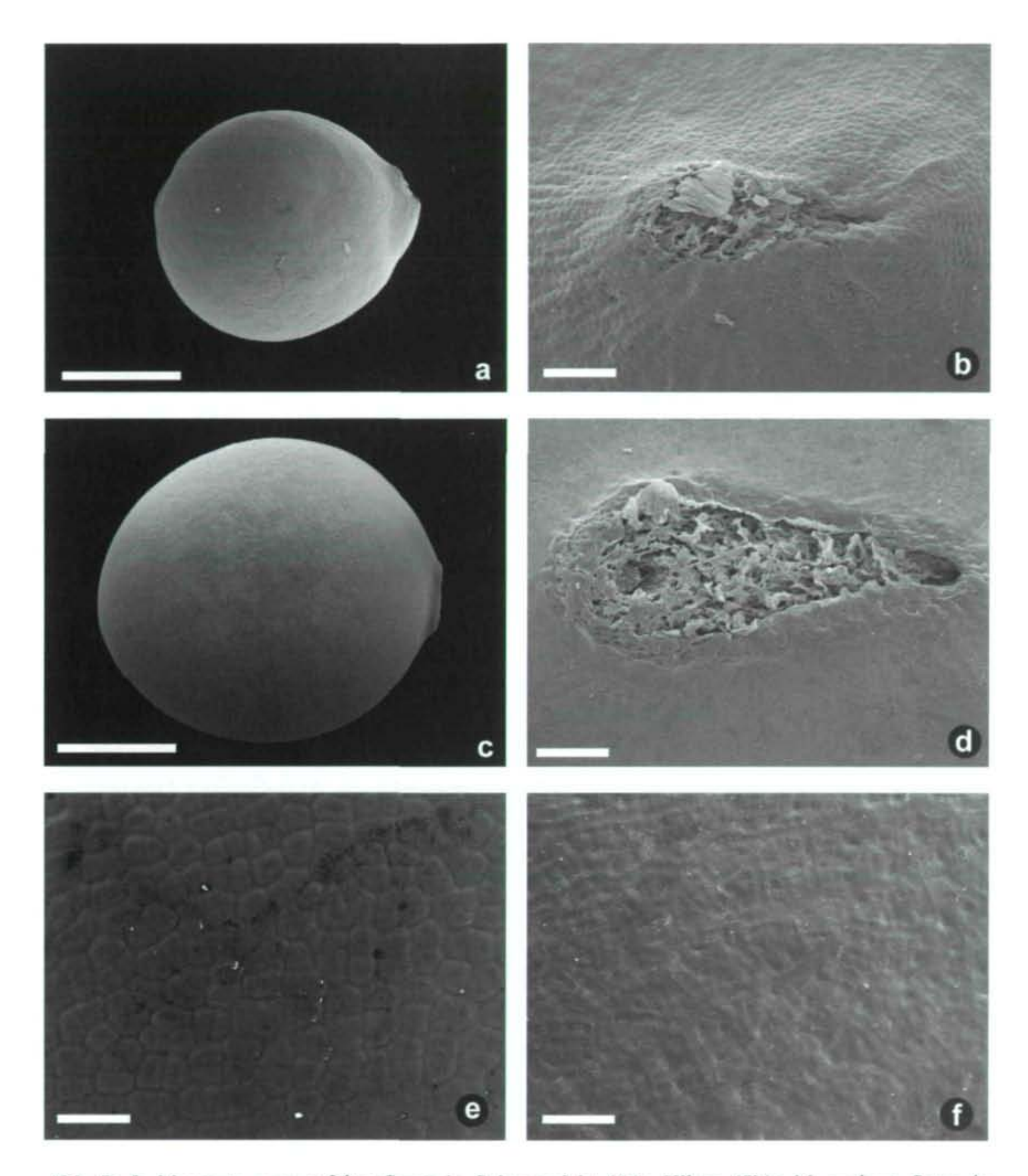


Abb 5a-f: *Massonia angustifolia*: Same in Seitenansicht (**5a**), Hilum (**5b**); *M. zeyheri*: Same in Seitenansicht (**5c**), Hilum (**5d**); *Daubenya aurea*: Testaoberfläche (**5e**); *Massonia zeyheri*: Testaoberfläche (**5f**); (Meßstrich, in a und c= 1mm, in b und d= 100µm, in e und f= 50µm).

Zur Unterscheidung der Samen von anderen Taxa siehe die Angaben bei *Daubenya*.

Androsiphon **SCHLTR. 1924** (Abb. 4e-f)

Gewicht: 0,0129 g

Länge/Breite/Höhe: 2,8/2,8/2,7 mm.

Die Form des Samens von *Androsiphon capense* (Abb. 4e), die Form und Beschaffenheit des Endosperms und die Lage des Embryos im Endosperm entsprechen den Verhältnissen bei *Daubenya* mit der Einschränkung, dass die Abflachung und kegelige Aufwölbung am chalazalen Pol bei *Androsiphon* seltener zu beobachten ist.

Die Farbe der Testa eines trockenen, direkt der Kapsel entnommen Samens ist schwarz, wobei die Oberflache matt und grau bereift erscheint. Werden die Samen kurz zwischen den Fingern gerollt, glänzt die Oberfläche und der zuvor schwarz wirkende Same erscheint nun eher schwarzbraun. Die Testaoberfläche zeigt keine Grobstrukturierung.

Das Hilum ist deutlich erkennbar und im Vergleich zu *Daubenya* schmäler und deutlich länger (Abb. 4f). Die Raphe ist äußerlich meist nicht erkennbar.

Zur Unterscheidung der Samen von anderen Taxa siehe die Angaben bei *Daubenya*.

***Massonia angustifolia* L. f. 1782** (Abb. 5a-b)

Gewicht: 0,0042 g.

Länge/Breite/Höhe: 2,1/1,9/1,9 mm.

Die Merkmalsausprägungen der Samen (Abb. 5a, b) entsprechen den Verhältnissen bei *Amphisiphon*, allerdings sind die meisten Samen schwarzbraun gefärbt. Die Testoberfläche zeigt leichte Eindellungen mit einem Durchmesser von etwa 5 µm.

Zur Unterscheidung der Samen von anderen Taxa siehe die Angaben bei *Daubenya*.

***Massonia zeyheri* KUNTH 1843** (Abb. 5c-d, f)

Gewicht: 0,0105 g.

Länge/Breite/Höhe: 2,8/2,6/2,6 mm.

Die Samen (Abb. 5c, f) entsprechen in allen beobachteten Merkmalsausprägungen jenen von *Androsiphon*. Der einzige Unterschied besteht darin, dass die Form des Hilums (Abb. 5d) im Durchschnitt weniger langgestreckt ist wie bei *Androsiphon* (Abb. 4f).

Zur Unterscheidung der Samen von anderen Taxa siehe die Angaben bei *Daubenya*.

***Veltheimia* GLED. 1771** (Abb. 6a-c)

Gewicht: 0,025 g; (Die Samen von *V. bracteata* Silverhill Seeds sind mit einem Durchschnittsgewicht von 0,0561 g fast doppelt so schwer als jene der übrigen Samenproben).

Länge/Breite/Höhe: 6,1/2,9/2,9 mm; (Bei *V. bracteata* Silverhill Seeds: 7,4/4,0/4,0 mm).

Die Form des Samens ist birnenförmig, seltener spitz-eiförmig oder keulenförmig (Abb. 6a). Die Samenachse ist gerade. Der Querschnitt durch den Samen ist kreisförmig.

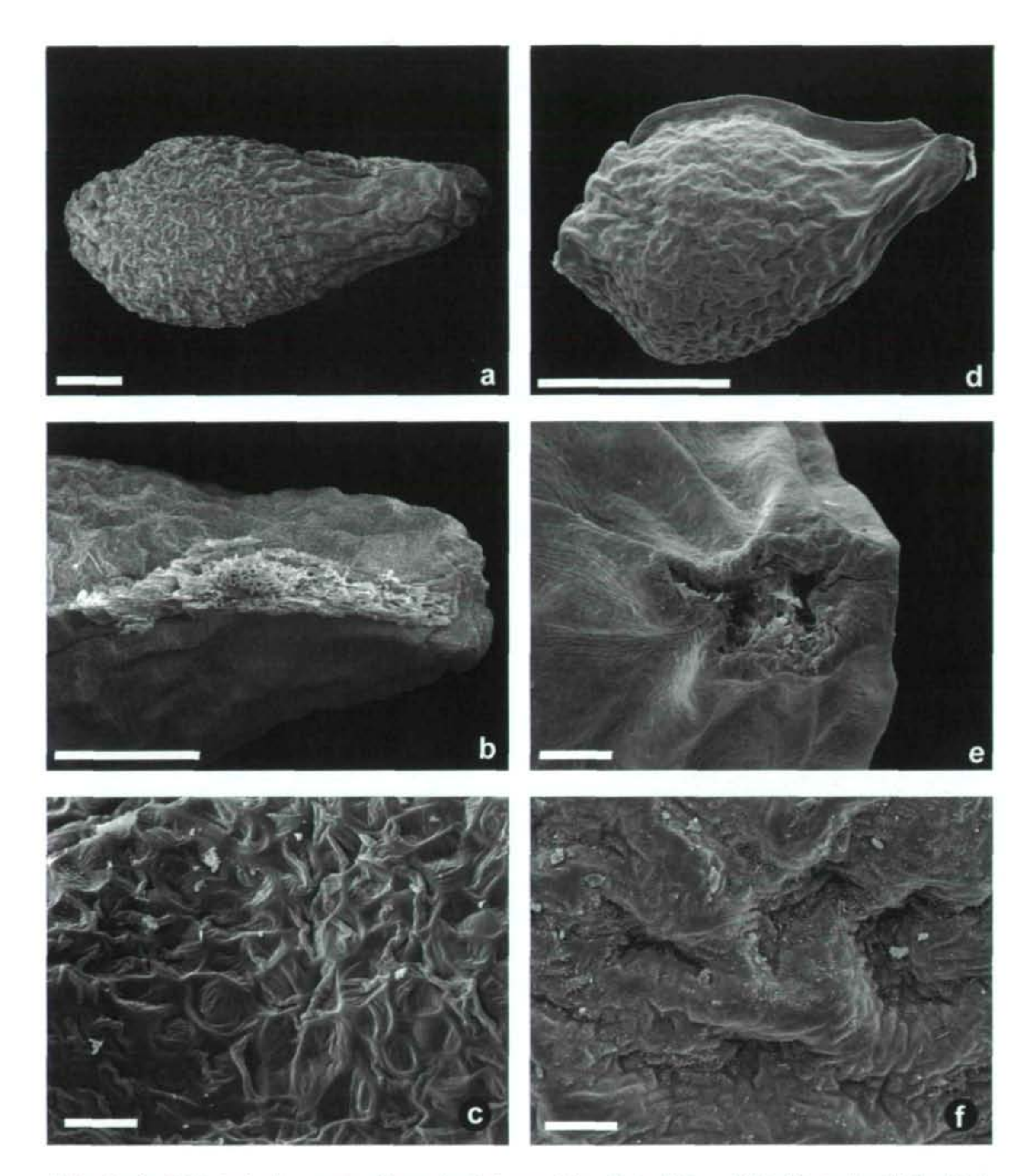


Abb. 6a-f: *Veltheimia bracteata*: Same in Seitenansicht (**6a**), Hilum (**6b**), Testaoberfläche (**6c**); *Whiteheadia bifolia*: Same in Seitenansicht (**6d**), Hilum (**6e**), Testaoberfläche (**6f**); (Meßstrich in a, b und d= 1mm, in c und f= 50µm, in e= 100µm).

Die Form des Endosperms ist ellipsoidisch und entspricht dem bauchigen Anteil des Samens. Die Länge des Embryos übertrifft die Länge des Endosperms.

Der Embryo liegt gestreckt im harten, hyalin-farblosen bis weißlich gefärbten Endosperm. Am mikropylaren Pol durchbricht der Embryo das Endosperm entweder oder weitet es so aus, dass ihn hier nur eine sehr dünne Endospermschicht umschließt. Welche der beiden Möglichkeiten vorliegt, muß erst durch anatomische Untersuchungen abgeklärt werden. Dieser Bereich bildet den schlanken Teil des

birnenförmigen Samens. Am chalazalen Pol kann im Längsschnitt manchmal ein schmaler Streifen Endosperm beobachtet werden, manchmal scheint aber auch hier kein Endosperm die Embryospitze von der Testa zu trennen. Am chalazalen Pol ist oft eine stumpfkegelige Aufwölbung der Samenoberfäche zu beobachten (Abb. 6a).

Die Testa ist schwarz gefärbt und hart. Über dem schlankeren Samenanteil ist sie deutlich mächtiger entwickelt als über dem bauchigen Teil. Die Oberfläche erscheint durch Faltenbildungen der Testa feinrunzelig (Abb. 6c). Mit dem freien Auge betrachtet erscheint die Samenoberfläche matt, bei stärkerer Vergrößerung am Stereomikroskop erscheint sie hingegen glänzend.

Das langgestreckte Hilum (Abb. 6b) ist durch seine Länge von bis zu 2 mm und seine weiße Färbung sehr auffallend. Der Verlauf des Leitbündels ist äußerlich bei den allermeisten Samen nicht erkennbar.

Die größten Ähnlichkeiten zu anderen Gattungen der *Massonieae* bestehen zu *Eucomis*, von der sich *Veltheimia* allerdings durch die relive Embryolänge, die deutlich schwarz gefärbte Testa und das charakteristische Hilum unterscheidet. Von *Whiteheadia* unterscheidet sich *Veltheimia* durch die größeren Samen, die relative Embryolänge, die gerade Samenachse, durch die Gestalt des Hilums und die andere Oberflächenbeschaffenheit der Testa.

***Whiteheadia* HARVEY 1868** (Abb. 6d-f)

Gewicht: 0,002 g.

Länge/Breite/Höhe: 2,1/1,3/1,3 mm.

Die Form des Samens ist spitz-eiförmig (Abb. 6d). Am chalazalen Pol befindet sich eine meist schräg zur Längsachse (Abb. 6d) stehende Abflachung, über der ringförmig höhere Falten der Testa stehen. Am mikropylaren Pol des Samens bildet die Testa eine kegelformige Spitze, die mit braunem Testagewebe erfüllt ist. Die Samenachse ist meist gebogen (ca. 50°).

Die Form des Endosperms ist rundlich bis ellipsoidisch. Das Endosperm ist hart und hyalin-farblos bis weißlich gefärbt.

Der Embryo liegt gestreckt im Endosperm. Seine Längsachse bildet einen Winkel von etwa 50° auf die Normale zur chalazalen Abflachung. Die Länge des Embryos beträgt etwas mehr als die halbe Endospermlänge.

Die Farbe der Testa ist schwarz. Die Faltung der Testa (Abb. 6d) ähnelt jener von *Veltheimia*, die Oberflächenstruktur (Abb. 6f) unterscheidet sich allerdings deutlich von dieser. Die Testaoberfläche zeigt einen Glanz.

Das langgestreckte Hilum ist durch Leitbündelreste meist weiß gefärbt und erinnert so etwas an jenes von *Veltheimia*. Allerdings ist es weniger langgestreckt (Abb. 6e). Die Raphe ist als markante Falte deutlich erkennbar.

Von den beiden Arten der Gattung standen nur von *Whiteheadia bifolia* (JACQ.) BAKER drei vollentwickelte Samen zur Verfügung. Die geringe Samenzahl erlaubt keine Abschätzung der Variationsbreite der Samen dieser Species. Die größten Ähnlichkeiten bestehen zu den Gattungen *Veltheimia* und *Massonia*. Von beiden Gattungen unterscheidet sich diese Art durch die gekrümmte Samenachse.

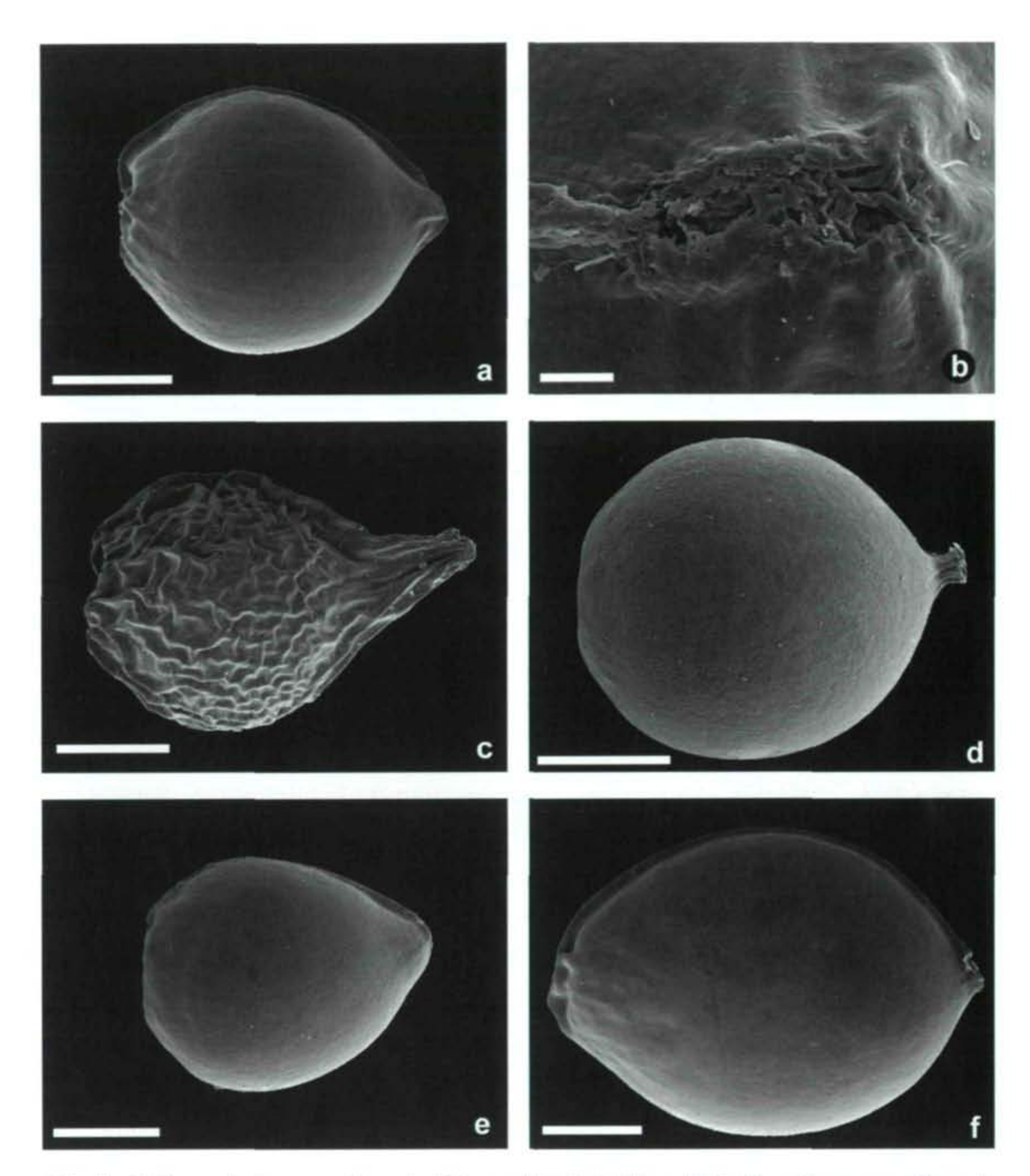


Abb. 7a-f. *Massonia depressa*: Same in Seitenansicht (**7a**), Hilum (**7b**); *M. echinata* agg.: Same in seitenansicht (**7c**); *M. pustulata*: Same in Seitenansicht (**7d**), *M. tenella*: Same in Seitenansicht (**7e**); *M. pygmaea*: Same in Seitenansicht (**7f**);. (Meßstrich in a und c-f= 0,5 mm, in b= 50µm).

***Massonia* HOUTT. 1780** (Abb. 7a-f) (exclusive *M. angustifolia* und *M. zeyheri*)

Gewicht: 0,0008 g (*M. tenella* WW1145) bis 0,004 g (*M.* spec. WW1132).

Länge/Breite/Höhe: 1,2/1,0/1,0 mm (*M. tenella* WW1145) bis 2,2/1,7/1,8 mm (*M.* spec. WW1132).

Die Grundform des Samens ist kugelig bis ellipsoidisch mit einer deutlichen Einbuchtung im Bereich der Chalaza. Im Bereich der Mikropyle ist eine Aufwölbung der Testa ausgebildet, die in einem sehr spitzen Winkel zur Endospermlängsachse steht (Abb. 7a, c-f). Die Form dieser Testaaufwölbung ist meist zusammengedrückt stumpf- bis spitzkegelig. Lediglich bei *M. pustulata* ist sie annähernd zylindrisch (Abb. 7d). Die Samenachse ist gerade oder nur sehr geringfügig gekrümmt.

Das Endosperm ist kugelig bis ellipsoidisch geformt, mit einer Abflachung am chalazalen Pol. Es ist farblos-hyalin bis weißlich gefärbt und hart.

Der Embryo liegt gestreckt in der Längsachse des Endosperms. Seine relative Länge beträgt etwa 90% der Endospermlänge.

Die Testa ist schwarz gefärbt, hart und meist glatt. Allerdings treten bei einigen Sippen unter den Samen eines Individuums neben glatten Samen vollentwickelte, gleich große Samen mit schwach runzeliger Testa auf. Bei *M. echinata* ist die Testa immer faltig ausgebildet (Abb. 7c). Die Samen sind meist grau bereift und etwas matt (höchstwahrscheinlich durch Wachsauflagerungen). Werden sie zwischen den Fingern gerollt, zeigen sie einen starken Glanz und schwarze Färbung.

Das Hilum (Abb. 7b) hebt sich farblich nicht von der Testa ab. Die Raphe ist - meistens als Auffaltung der Testa - gut erkennbar.

Von den etwa 8-10 derzeit unterschiedenen Arten der Gattung *Massonia* standen fünf Sippen mit deutlich unterscheidbaren Samen zur Verfügung. Von der Artengruppe um *Daubenya* unterscheidet sich *Massonia* durch kleinere Samen, eine stärker ausgebildete und spitzere mikropylare Aufwölbung, eine wesentlich deutlicher ausgeprägte chalazale Abflachung und die immer kohlschwarze Samenfarbe. Schwieriger fällt die Abgrenzung zu den Gattungen *Lachenalia*, *Periboea* und *Polyxena*. Von den bisher untersuchten Arten dieser drei Gattungen unterscheidet sich *Massonia* durch die nicht oder sehr schwach gekrümmte Samenachse und durch das Fehlen von Samenanhängseln. Auch erreichen – von wenigen Ausnahmen abgesehen – die Samen von *Lachenalia* nicht die Größe jener der meisten Massonien.

Lachenalia **JACQ. f. ex MURRAY 1784** (Abb. 8a-f und 9a-e))

Von dieser, mit weit mehr als 100 Arten größten Gattung der *Massonieae* wurden 90 Samenproben von 60 Arten untersucht. Die Vielfalt der Arten und die Mannigfaltigkeit der Samen macht eine detaillierte Beschreibung der Samenmorphologie im Rahmen dieser Publikation unmöglich. Es werden daher anhand ausgewählter Sippen markante Merkmalsausprägungen vorgestellt.

Gewicht: Mit 0,0003 g hat *L. angelica* die leichtesten, *L. congesta* mit 0,0027 g die schwersten Samen.

Länge/Breite/Höhe: 0,9/0,7/0,7 mm (*L. angelica*) bis 1,8/1,6/1,6 mm (*L. congesta*).

Die Form des Samens wird auch hier von der Form des Endosperms und den Aufwölbungen der Testa im Bereich des Hilums und der Raphe geprägt. Die Samenachse ist hier meist deutlich gekrümmt. Diese Krümmung beträgt bei *L. liliflora* etwa 45°, bei *L. bulbifera* etwa 80°. Durch die Abflachung bzw. Einbuchtung des Endosperms findet sich am chalazalen Pol des Samens ebenfalls meist eine Abflachung oder Einsenkung (Abb. 8a-f, 9a, d, e). Über dieser Abflachung findet sich

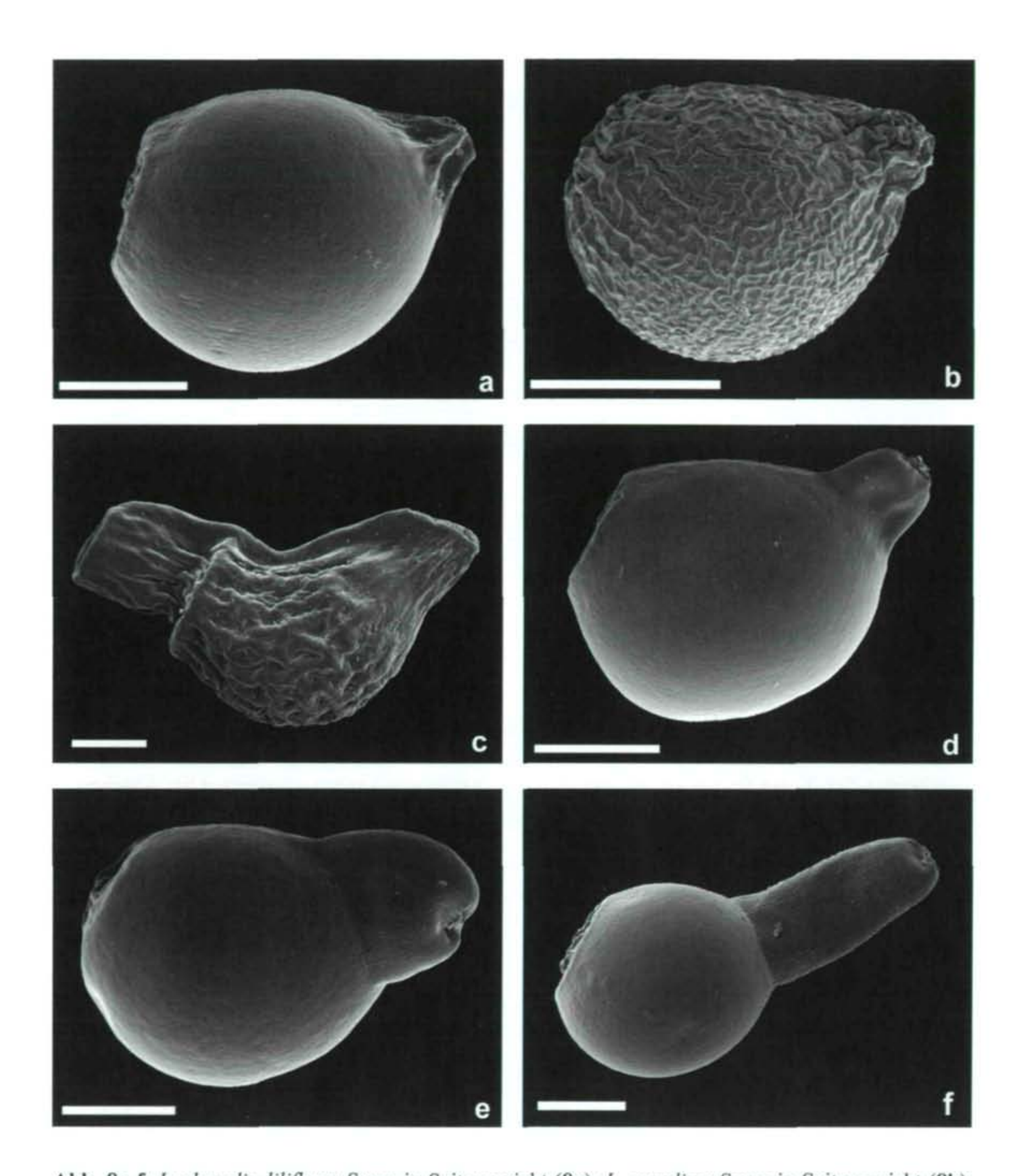


Abb. 8a-f: *Lachenalia liliflora*: Same in Seitenansicht (**8a**); *L. angelica*: Same in Seitenansicht (**8b**); *L. zebrina*: Same in Seitenansicht (**8c**); *L. mathewsii*: Same in Seitenansicht (**8d**); *L.* cf. *pusilla*: Same in Seitenansicht (**8e**); *L. aloides*: Same in Seitenansicht (**8f**); (Meßstrich= 0,5 mm).

bei einigen Arten eine ± zylindrische (Abb. 8c), trichterförmige (Abb. 9a) oder kegelförmige (9d, e), faltige Struktur die von der Testa gebildet wird. Bei zahlreichen Arten ist im mikropylaren Bereich des Samens nur eine relatv kleine, zusammengedrückt-kegelförmige Testaaufwölbung ausgebildet (Abb. 8a, b). Bei *L. zebrina* ist diese Struktur wesentlich mächtiger ausgebildet (Abb. 8c). Zahlreiche Arten zeigen im mikropylaren Bereich eine zusammengedrückt-kuppelförmige Aufwölbung der Testa (Abb. 8d, e). Diese hebt sich farblich und in der Struktur der

Oberfläche nicht vom übrigen Samen ab. Sie ist im Inneren mit einem schwarzbraunen, von der Testa gebildeten Gewebe ausgefüllt. Die obersten Schichten der Testa lösen sich im Bereich der mikropylaren Aufwölbung leicht von diesem Gewebe ab. Bei anderen Arten sind diese Anhängsel noch mächtiger ausgebildet (Abb. 8f) und können sich entlang der Raphe fast (Abb. 9d) oder bis zur chalazalen Abflachung (Abb. 9a, e) erstrecken. An trockenen Samen heben sich diese Anhängsel durch ihre bräunliche Färbung und durch Transparenz (z.B. bei *L. alloides*, *L. rubida*, *L undulata*) etwas vom übrigen Samen ab. Bei *L. bulbifera* (Abb. 9e) ist das Anhängsel weiß gefärbt. Immer aber sind bei diesen Arten die Anhängsel am trockenen Samen hohl (Abb. 9b). Abbildung 9c zeigt das Zellwandmuster der Innenseite der Anhängselwand. Um das Leitbündel finden sich die kollabierten Reste des Gewebes (Abb. 9b), das im unreifen Samen das Anhängsel ausfüllt.

Die Grundform des Endosperms ist ellipsoidisch bis fast kugelförmig. Am chalazalen Pol ist eine Einsenkung oder deutliche Abflachung ausgebildet. Bei zahlreichen Arten ist eine Krümmung der Endospermachse zu erkennen, am deutlichsten bei *L. zebrina* (Abb. 8c). Durch die Krümmung der Samenachse kommt es zu einer asymmetrischen Verformung der Endospermgrundform. Das Endosperm ist hart und farblos-hyalin bis weißlich gefärbt.

Die Krümmung des Endospermes wirkt sich nicht auf den Embryo aus. Dieser liegt gestreckt im Endosperm, wobei seine Achse am mikropylaren Pol in die Richtung der Mikropyle zeigt. Am chalazalen Pol geht die Embryoachse an der chalazalen Abflachung vorbei. Die relative Länge des Embryos beträgt etwa 70-80% der Endospermlänge.

Die Farbe der Testa ist außer im Bereich der Anhängsel stets schwarz. Die Anhängsel selbst können transparent oder undurchsichtig und schwarz, bräunlich oder weiß gefärbt sein. Die Testa ist bei den meisten Arten glatt ausgebildet. Einige Arten zeigen aber auch eine faltige Testa (Abb. 8b). Die Oberfläche der meisten Arten ist stark glänzend. Einige Arten (z.B. *L. angelica*) zeigen aber auch eine matte Bereifung.

Das Hilum ist klein und unauffällig ausgebildet. Die Raphe ist bei den meisten Arten als flache Falte oder als seichte Einbuchtung der Testa zu erkennen.

Die Unterscheidung der Samen der artenreichen und polymorphen Gattung *Lachenalia* von den Samen anderer *Massonieae*-Gattungen durch eine einzelne Merkmalsausprägung fällt zum Teil schwer bzw. ist im Fall der Gattung *Periboea* unmöglich. Mittels der von uns untersuchten Samenmerkmale lassen sich die beiden untersuchten *Periboea*-Arten nicht von *Lachenalia* trennen. Von den untersuchten Samenproben der Gattung *Polyxena* unterscheidet sich *Lachenalia* durch die ellipsoidische Grundform des Endosperms. *Polyxena* hingegen weist eine asymmetrisch spitz-eiförmige Endospermgrundform auf (Abb. 9g). Von der Gattung *Massonia* unterscheidet sich *Lachenalia* durch die Krümmung der Samenachse, durch die meist kleineren Samen und das häufige Auftreten von Samenanhängseln. Während die Samen der meisten *Massonia*-Herkünfte eine graue, matte Bereifung zeigen, weisen die Samen der allermeisten Lachenalien einen starken Glanz auf.

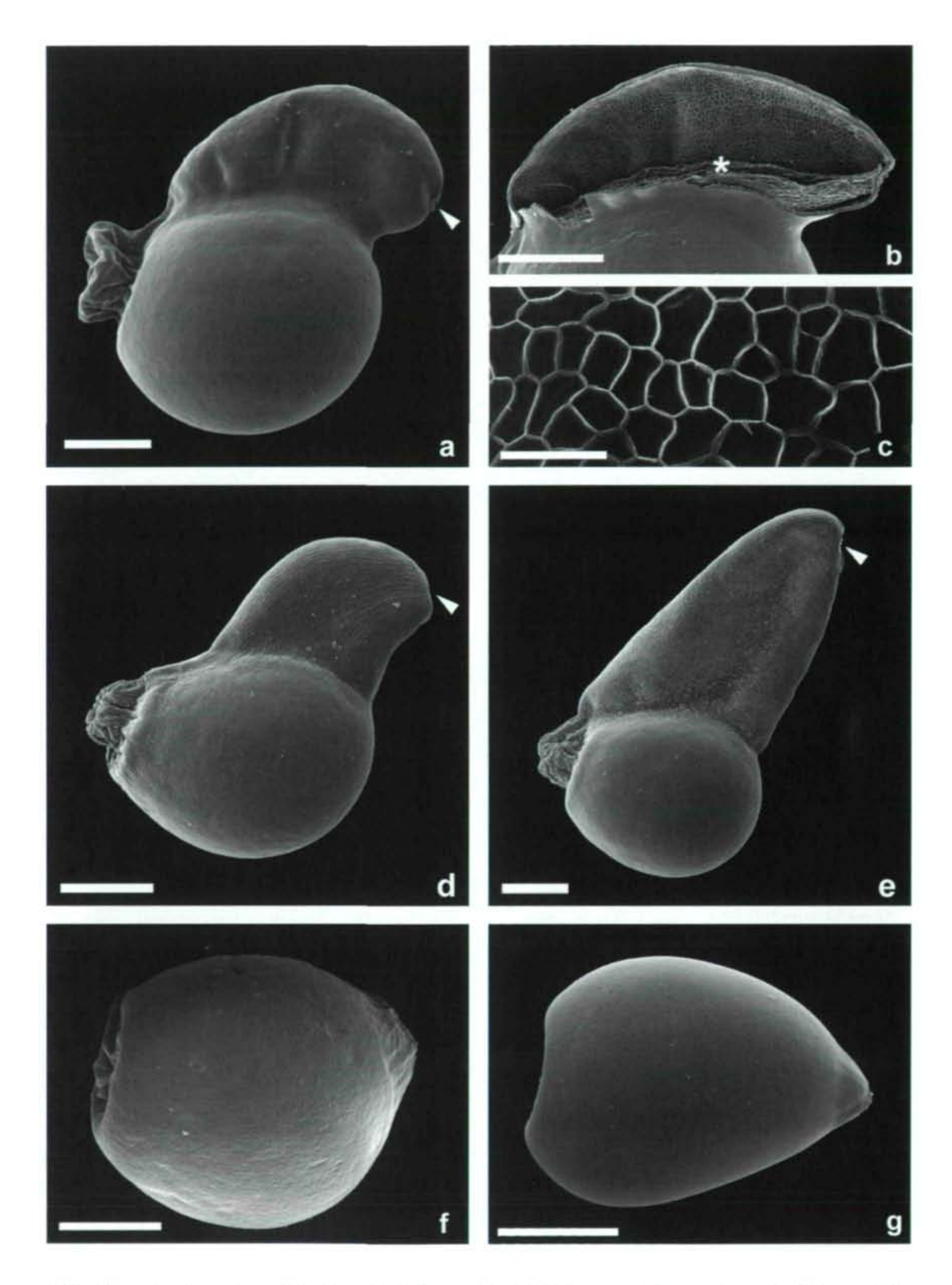


Abb. 9a-g: *Lachenalia rubida*: Same in Seitenansicht (**9a**), Längsschnitt durch das Anhängsel (**9b**), Innenseite der Anhängselwandung (**9c**); *Lachenalia undulata*: Same in Seitenansicht (**9d**); *Lachenalia bulbifera*: Same in Seitenansicht (**9e**); *Periboea oliveri*: Same in Seitenansicht (**9f**); *Polyxena ensifolia*: Same in Seitenansicht (**9g**); (Pfeilspitze zeigt auf Hilum, * bezeichnet kollabierten Geweberest; Meßstrich in a, b, d-g= 0,5 mm, in c= 50µm)

Periboea KUNTH 1843 (Abb. 9f)

Gewicht: 0,0019 g.

Länge/Breite/Höhe: 1,5/1,3/1,3.

Die Form des Samens ist fast kugelförmig mit einer konkaven Einbuchtung im Bereich der Chalaza und einer zusammengedrückten stumpf-kegelförmigen Testaaufwölbung am mikropylaren Pol. Die Samenachse ist um etwa 40° gekrümmt. Teilweise wird die Grundform der Samen durch ein bis zwei flache Facetten abgewandelt.

Das Endosperm, das die Grundform des Samen vorgibt, ist kugelförmig bis leicht ellipsoidisch geformt. Im chalazalen Bereich ist es konkav eingedellt. Es ist farblos-hyalin bis weißlich gefärbt und hart.

Der Embryo liegt gestreckt im Endosperm. Seine relative Länge beträgt etwa 87% der Endospermlänge.

Die Testa ist schwarz gefärbt und hart. Die Testaoberfläche ist glatt und stark glänzend.

Das Hilum steht an der Spitze der zusammengedrückt-kegelförmigen Testaaufwölbung. Es ist klein, rundlich bis elliptisch geformt und hebt sich farblich nicht von der Testa ab. Die Raphe ist als schmale, flache Einkerbung zu erkennen.

Aufgrund unserer samenmorphologischen Befunde sind die beiden untersuchten *Periboea*-Arten nicht von jenen der Gattung *Lachenalia* zu unterscheiden (siehe dort).

***Polyxena* KUNTH 1843** (Abb. 9g)

Gewicht: 0,0013 g; Bei *P.* spec. nov. (Silverhill Seeds): 0,002 g.

Länge/Breite/Höhe: 1,4/1,0/0,9 mm, Bei *P.* spec. nov. (Silverhill Seeds): 2/1,4/1,5 mm.

Die Form des Samens (Abb. 9g) ist asymmetrisch spitz-eiförmig mit einer konkaven Einsenkung im chalazalen Bereich und einer stumpf-kegeligen Aufwölbung im mikropylaren Bereich. Die Samenachse ist leicht gekrümmt. Die konvexe Einsenkung steht in einem stumpfen, die Aufwölbung im mikropylaren Bereich in einem spitzen Winkel zur Endospermlängsachse (Abb. 9g). Beiderseits der Raphe können facettenartige Abflachungen des Samens vorkommen.

Die Grundform des Endosperms ist asymmetrisch spitz-eiförmig, seltener ellipsoidisch mit einer markanten konkaven Eindellung im chalazalen Bereich. Manchmal sind ein bis zwei ebene Seitenflächen ausgebildet. Das Endosperm ist farblos-hyalin bis weißlich gefärbt und hart.

Der Embryo liegt gestreckt im Endosperm. Die relative Embryolänge beträgt etwa 90% der Endospermlänge.

Die Testa ist schwarz gefärbt und sehr hart. Ihre Oberfläche ist glatt und stark glänzend.

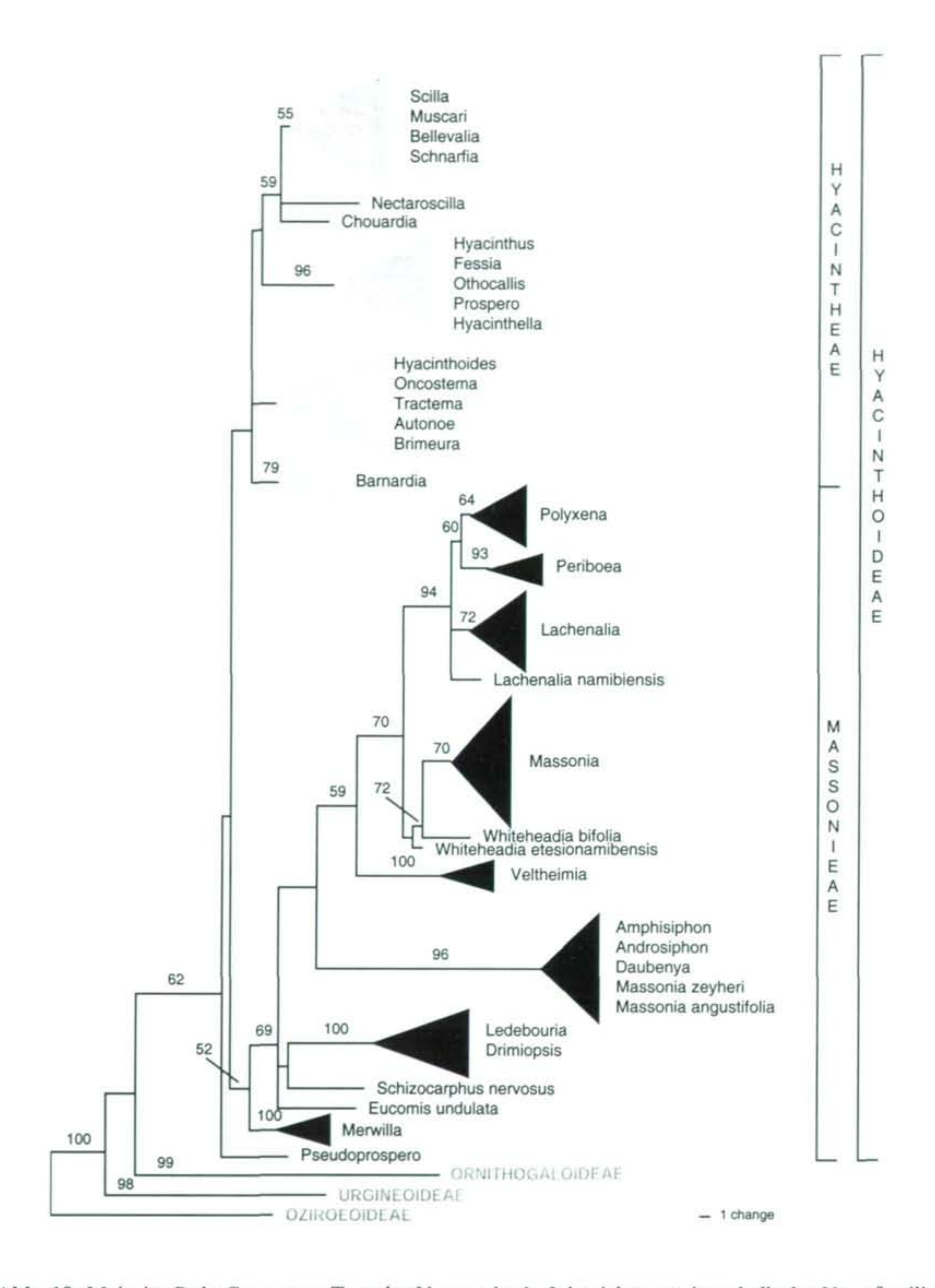


Abb. 10: Majority-Rule-Consensus-Tree der Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Unterfamilie Hyacinthoideae. Das Phylogramm zeigt die Gattungsbeziehungen innerhalb der Tribus Massonieae bzw. repräsentative Gattungen der Tribus Hyacintheae. Der dargestellte Baum basiert auf *trnL*-Intron und *trnL-F*-Spacer Sequenzdaten. Bootstrap-Werte > 50 % sind für die einzelnen Gruppen angegeben. Als Außengruppen wurden Vertreter der Unterfamilien Ornithogaloideae, Urgineoideae und Oziroeoideae verwendet.

Das Hilum steht an der Spitze der zusammengedrückt-kegelgörmigen Testaaufwölbung. Es ist klein und rundlich bis elliptisch geformt. Bei *P. ensifolia* hebt es sich durch weißliche Gefäßbündelteile farblich von der Testa ab. Die Raphe ist als sehr flache Einsenkung in der Testaoberfläche zu erkennen.

Die größte Ähnlichkeit besteht zu den Samen der Gattung *Lachenalia*, *Periboea* und *Massonia*. Von *Lachenalia* unterscheidet sich *Polyxena* durch die asymmetrisch spitz-eiförmige Grundform des Endosperms. Von *Massonia* lässt sich *Polyxena* ebenfalls durch die Endospermgrundform sowie durch die gekrümmte Samenachse unterscheiden.

Phylogenetische Analyse

Die phylogenetische Analyse der *trnL-F* Daten von 66 Herkünften aus der Tribus *Massonieae* ist in Abb. 10 dargestellt. Die Monophylie der *Hyacinthoideae* ist zwar nur schwach abgesichert (62% Bootstrap-Support), durch die hohen Bootstrap-Werte der restlichen Unterfamilien sind die Gattungen der *Hyacinthoideae* aber deutlich von den anderen Unterfamilien abgesetzt. Innerhalb der *Hyacinthoideae* ist *Pseudoprospero* als Schwestergattung zum Rest der Unterfamilie zu erkennen. Innerhalb der *Massonieae* sind *Merwilla* (100%), *Veltheimia* (100%), *Periboea* (93%) und *Polyxena* (64%) als monophyletische Gattungen abgesichert. Da die Gattungen *Eucomis* und *Schizocarphus* nur mit jeweils einer Art vertreten sind, kann über die Monophylie dieser Gattungen keine Aussage gemacht werden. Ein gut abgesicherter Clade (100%) besteht aus den Gattungen *Ledebouria* und *Drimiopsis* wobei sich aus der Topologie der Einzelanalysen ein paraphyletischer Ursprung der Gattung *Ledebouria* ergeben würde. Der nächste gut abgesicherte Clade (96%) mit einer hohen Anzahl von Synapomorphien besteht aus den Gattungen *Amphisiphon*, *Androsiphon*, *Daubenya* und den beiden Arten *Massonia zeyheri* und *M. angustifolia*. Die phylogenetische Position dieser beiden Arten ist ein deutliches Indiz dafür, dass sie nicht zur eigentlichen Gattung *Massonia* gehören können. Die Gattung *Whiteheadia* erscheint mit zwei Arten paraphyletisch an der Basis der eigentlichen *Massonia* Arten. Ein gut abgesicherter Clade (94%) verbindet die Gattungen *Lachenalia*, *Periboea* und *Polyxena*. Die sehr artenreiche Gattung *Lachenalia* selbst zeigt eine hohe genetische Differenziertheit und bietet deshalb Möglichkeiten für eine weitere Aufgliederung. Zumindest *L. namibiensis* unterscheidet sich deutlich von den restlichen untersuchten *Lachenalia*-Arten. Der Vergleich mit den Gattungen der *Hyacintheae* zeigt deutlich, dass die *Massonieae* phylogenetisch deutlich abgesetzt sind und kein Anhaltspunkt für eine weit gefasste Gattung *Scilla* gegeben ist.

Diskussion

Das auf der Basis von Sequenzdaten erstellte Phylogramm (Abb. 10) zeigt die Gattungen *Pseudoprospero*, *Merwilla*, *Eucomis*, *Schizocarphus*, *Ledebouria* und *Drimiopsis* in basalen Positionen. Diese Gattungen zeichnen sich durch ihre meist relativ großen und überwiegend braun bis schwarzbraun gefärbten Samen aus. Zwei Samenanlagen pro Fach charakterisieren diese Gattungen, Ausnahmen sind *Merwilla* mit ca. 4-10 und *Eucomis* mit ca. 6-7 Samenanlagen pro Fach. Weiters haben alle diese Gattungen ihren Schwerpunkt eher im östlichen Teil Südafrikas. Im

Winterregengebiet und im Westen Südafrikas finden sich nur wenige Arten aus diesen eher basalen Taxa (*Eucomis regia*, *Merwilla plumbea* (LINDL.) SPETA, wenige *Ledebouria*-Arten). Die abgeleiteteren, vorwiegend im Westen Südafrikas vorkommenden Gattungen, zeigen deutliche Tendenzen zur Verkleinerung der Samen in Zusammenhang mit einer Vermehrung der Samenzahl pro Fach (besonders ausgeprägt bei einigen *Lachenalia*-Arten). Während in der Verwandtschaft von *Daubenya* noch schwarzbraun gefärbte Samen vorkommen, zeigen *Massonia*, *Lachenalia* und die mit ihnen nächstverwandten Gattungen ausschließlich kohlschwarze Samen. Das Phänomen der zahlreichen aber kleineren Samen mag damit in Zusammenhang stehen, dass in den lückigeren Pflanzengesellschaften, die diese Arten bewohnen, eine gute Ausstattung der keimenden Pflanzen mit Nährstoffen infolge des geringeren Konkurrenzdruckes durch andere Pflanzen weniger wichtig ist. Hingegen dürfte es schwieriger sein, einen zur Etablierung einer Jungpflanze geeigneten Ort zu finden. Die Wahrscheinlichkeit dafür steigt mit der Anzahl der produzierten Samen. Diese Theorie wäre allerdings durch konkrete Studien erst zu untermauern.

In Hinblick auf die Gattungsabgrenzungen zeigen die Ergebnisse der samenmorphologischen Untersuchungen weitgehende Übereinstimmung mit jenen der molekularen Studien. So stimmen etwa die Gattungen *Daubenya*, *Androsiphon*, *Amphisiphon* und zwei *Massonia*-Arten (*M. angustifolia* und *M. zeyheri*) in ihren samenmorphologischen Merkmalen weitgehend überein. Dies entspricht den phylogenetischen Befunden, nach denen diese fünf Arten einen gut abgesicherten Clade (96%) mit einer hohen Anzahl von Synapomorphien bilden. Beide Ergebnisse zeigen deutlich, dass *M. angustifolia* und *M. zeyheri* nicht in die eigentliche Gattung *Massonia* gehören können. Ob eine, von GOLDBLATT & MANNING (2000) vorgeschlagene, weit gefasste Gattung *Daubenya*, der alle oben erwähnten Taxa angehören, oder eine Gruppe von nahe verwandten, eng gefassten Gattungen adequater ist, müssen weitere Studien klären. Über Status und Zugehörigkeit der wohl in diese Verwandtschaft gehörigen — nach MÜLLER-DOBLIES U. & D. (1997) monotypischen — Gattung *Neobakeria* SCHLTR. kann wegen Materialmangels keine Aussage gemacht werden.

Auch die Ähnlichkeit der samenmorphologischen Merkmalsausprägungen der Gattungen *Lachenalia*, *Periboea* und *Polyxena* spiegeln sich in einem gut abgesicherten Clade (94%), der diese drei Gattungen verbindet, in der phylogenetischen Analyse wider. Die in der phylogenetischen Analyse recht deutlichen Aufgliederungen in diesem Clade lassen sich allerdings mit den in dieser Arbeit untersuchten samenmorphologischen Merkmalen nicht nachvollziehen. Weder die Samen von *Lachenalia namibiensis* noch jene der beiden untersuchten *Periboea*-Arten zeigen Merkmalsausprägungen, die eine klare Unterscheidung von Vertretern des enger gefassten *Lachenalia*-Clades (72%) ermöglichen.

Die von MÜLLER-DOBLIES U. & D. (1997) vorgeschlagene Untergliederung der *Massonieae* HUTCH. emend. JESSOP in drei Subtriben, wobei *Veltheimia* und *Lachenalia* die Subtribus *Lachenaliinae* U. & D. MÜLLER-DOBLIES bilden und *Eucomis* in die nächste Verwandtschaft von *Massonia* gestellt wird, kann durch unsere Ergebnisse nicht bestätigt werden. Nach unseren Befunden sind *Periboea* und *Polyxena* nächstverwandt mit *Lachenalia*. *Veltheimia* hingegen ist eine monophyletische Gattung, die eine Schwestergattung zur *Lachenalia*-Verwandtschaft und zu *Massonia*, mit der basal zu *Massonia* stehenden Gattung *Whiteheadia*, darstellt.

Von den Derivaten der ursprünglich weit gefassten Gattung *Scilla* bildet die monotypische Gattung *Pseudoprospero* eine Schwestergattung zu allen übrigen Gattungen der *Hyacinthoideae*. *Merwilla* hingegen stellt eine gut abgesicherte, monophyletische Gattung an der Basis der Tribus *Massonieae* dar. Über die Monophylie der Gattung *Schizocarphus* kann keine Aussage gemacht werden, da nur eine Art (*S. nervosus*) zur Verfügung stand. Diese kommt im Phylogram in der Umgebung von *Ledebouria* und *Drimiopsis* zu liegen. Weitere *Scilla*-Derivate wie *Avonsera* und *Resnova* standen leider nicht zur Verfügung. Alle diese ehemaligen *Scilla*-Arten setzen sich deutlich von den *Hyacintheae* und der eigentlichen Gattung *Scilla* ab. Für eine weitgefasste Gattung *Scilla* bestehen also keinerlei Anhaltspunkte.

Pseudoprospero, mit der einzigen Art *P. firmifolium*, bildet eine Schwestergattung zum Rest der Unterfamilie *Hyacinthoideae*. Von dieser Gattung stand leider kein Samenmaterial für eigene Untersuchungen zur Verfügung. JESSOP (1975) zeigt in Fig. 4c die Samenoberfläche von *Scilla firmifolia* (=*Pseudoprospero firmifolium*) und beschreibt große Papillen mit 1-3 (meist 3) parallelen Furchen. Die Oberflächenstruktur von *Scilla nervosa* (=*Schizocarphus nervosus*) und *Scilla natalensis* (=*Merwilla natalensis*) erklärt er durch den Zusammenbruch von konvexen äußeren Zellwänden.

JESSOP (1975) zeigt in Fig. 4f die Samenoberfläche von *Ledebouria floribunda* und spricht von einer offensichtlich beschädigten äußeren Schichte bzw. stellt er fest: „the round structure in the photograph is thought to be a result of damage". Auch unser Material zeigte diese regelmäßig verteilten, in allen Talungen der gefalteten Testa zu findenden Öffnungen, die wir als Spaltöffnungen interpretieren. NETOLITZKY (1926) gibt an, dass Spaltöffnungen in der Außenepidermis des Außeninteguments nur bei wenigen Familien vorkommen. Für die Monocotylen gibt er *Liliaceae* (*Ornithogalum*, *Lilium*, *Tulipa* und *Fritillaria*), *Amaryllidaceae* (*Hymenocallis repanda*, *Ismene nutans*, *Nerine*), *Iridaceae* (*Iris germanica*) und *Cannaceae* (*Canna*) an. Zur Funktion der Spaltöffnungen stellt er fest: „Es scheint sich – wenigstens in bestimmten Stadien der Entwicklung – eher um Wasser-, als um Luftspalten zu handeln, die an das Vorhandensein eines dicken Integumentes gebunden sind; am reifen Samen können die Spalten für die Wasseraufnahme zur Anquellung vor der Keimung dienlich sein." WERKER (1997) zitiert für die Monocotylen neben den Angaben von NETOLITZKY noch Nachweise von Stomata bei *Scoliopus* (*Calochortaceae*) und *Hymenocallis occidentalis* (*Amaryllidaceae*). Derzeit sind also Stomata bei vier Familien der Monocotylen bekannt. Der Nachweis bei *Ledebouria* stellt nach *Ornithogalum* den zweiten Nachweis innerhalb der Familie *Hyacinthaceae* dar. Für die Dicotylen werden Stomata der Samenschale aus 25 nicht näher verwandten Familien angegeben (WERKER 1997). Wegen seiner weiten Verbreitung dürfte dieses seltene Phänomen für die Systematik daher ohne Bedeutung sein. Drei mögliche Funktionen dieser Spaltöffnungen werden von WERKER (1997) diskutiert: Gasaustausch, Wasserabgabe des wachsenden Samens und Wasseraufnahme des trockenen Samens vor der Keimung.

HUBER (1969) stellt fest: „Von Flügeln abgesehen, führen die Samen der „Scilloideen" in der Regel keine Anhängsel. Nur die von *Chionodoxa* und einigen wenigen *Scilla*-Arten, wie *Scilla bifolia* und *Scilla sibirica*, machen eine Ausnahme". Ihm dürften also die Angaben von SERNANDER (1906) entgangen sein, der nach SPETA (1972) für zwei *Lachenalia*-Arten Myrmekochorie angibt. Die Angabe von Samen-anhängseln bei *Ledebouria* ist uns aus der bisherigen Literatur nicht bekannt,

wobei uns die neueste Bearbeitung der südafrikanischen Arten der Gattung in der Dissertation von VENTER (1993) nicht zur Verfügung stand.

Sowohl SERNANDER (1906) als auch SPETA (1972) interpretieren die bei *Lachenalia* vorkommenden Samenanhängsel als Elaiosomen. Samenanhängsel fanden wir bei zahlreichen Arten dieser großen Gattung. Während die weniger mächtigen Anhängsel immer mit einem, im trockenen Zustand harten, dunkelbraun bis schwarz gefärbtem Gewebe ausgefüllt waren, erwiesen sich die mächtigen Samenanhängsel anderer Arten als hohl (am trocken Samen). Längsschnitte durch diese Anhängsel zeigen, dass der Hohlraum durch das Kollabieren eines Gewebes zustandekommt, dessen Reste das Leitbündel umhüllen. SPETA (1972) stellt einen Längsschnitt durch einen unreifen Samen von *Lachenalia tricolor* (=*L. aloides*) dar, der das Gewebe im Inneren des Anhängsels zeigt. Wann nun dieses Gewebe kollabiert, ist uns nicht bekannt. Sollte dieses Gewebe nach der Öffnung der Kapsel noch nicht kollabiert sein und sollte es für Ameisen attraktive Substanzen enthalten, so stehen diese jedenfalls nur eine begrenzte Zeit lang zur Verfügung. Eine derart starke Schrumpfung des Elaiosomengewebes ist jedenfalls bei den aus der heimischen Flora bekannten myrmekochoren Arten nicht zu beobachten. Weiters wirkt sich die mechanisch widerstandsfähige Testaschichte, die dieses Gewebe umschließt, sicherlich nicht förderlich auf eine olfaktorische Anlockung von Ameisen aus. Die Funktion dieser Anhängsel als Elaiosom kann wohl erst geklärt werden, wenn untersucht wird, wie sie sich entwickeln, welche Substanzen sie enthalten und wann das Gewebe in ihrem Inneren durch Austrocknung kollabiert. Fütterungsversuche mit Ameisen und Feldbeobachtungen wären ebenfalls anzustreben. Nach einer möglichen Funktion als Elaiosom, trägt das hohle Anhängsel jedenfalls zur Verbesserung der Schwimm-fähigkeit des trockenen Samens bei.

HUBER (1969) weist schon darauf hin, dass die Samen der Liliifloren im allgemeinen aus anatropen Samenanlagen hervorgehen und dass in den meisten ihrer Entwicklungslinien eine Tendenz zur Krümmung der Samenachse besteht: „Viele Gattungen behalten den Bauplan der Ovula ohne wesentliche Änderungen bei, aber häufig erfahren die Samen oder Samenanlagen durch eine Förderung der von der Raphe abgewandten Seite eine leichte bis mäßige Krümmung; ihre Achse beschreibt dann einen Bogen von 30-60°". Obwohl er die Samen der Gattung *Lachenalia* mehrfach erwähnt und wohl auch selbst gesehen haben dürfte, stellt er bei der Beschreibung der „Scilloideen" fest: „ ... sind die der hierher gehörigen Triben streng anatrop mit gerader oder fast gerader Achse. Nur bei *Chlorogalum* und *Schoenolirion* sind sie häufig ein wenig stärker gebogen, doch beträgt der Krümmungswinkel auch hier kaum mehr als 45°". Diese Feststellung steht im Gegensatz zu unseren Beobachtungen. Wir haben in der Gattung *Lachenalia* stets eine gekrümmte Samenachse mit einem Krümmungswinkel von 45-80° vorgefunden. Eine schwächere Krümmung der Achse zeigen die Gattungen *Periboea* und *Polyxena*. In der Verwandtschaft der Gattung *Daubenya* kommt es zu einer leichten Verschiebung der chalazalen Abflachung und zu einer mikropylaren Aufwölbung zur Raphe hin. Allerdings beeinflußt diese die Form des Endosperms und die Lage des Embryos nicht.

Danksagung

Der besondere Dank des Erstautors gilt der Republik Südafrika, deren Stipendium es ihm ermöglichte, im Zuge eines sechsmonatigen Südafrika-Aufenthaltes den Großteil der in dieser Arbeit behandelten Herkünfte zu sammeln. Für die freundliche Aufnahme und Unterstützung in Südafrika möchte sich der Erstautor bei allen Mitarbeitern des Kirstenbosch National Botanical Gardens sowie des Compton- und Bolus-Herbariums bedanken. Sein Dank gilt insbesonders: P. BERRY, G. DUNCAN, A. HALL, E. van JAARSVELD, H. KURZWEIL, H. MARENT, J. ROURKE und D. SNIJMAN. Für die freundliche Aufnahme und die Hilfe bei der Suche nach bestimmten *Hyacinthaceae* gilt sein Dank Frau A. BATTON (East London) und Herrn N. MACGREGOR (Glenlyon Estates, Nieuwoudville).

Für die Erlaubnis und freundliche Hilfe bei der Benutzung des Rasterelektronenmikroskopes des Instituts für Pflanzenphysiologie der Universität Graz gilt unser Dank Frau E. STABENTHEINER.

Den Gärtnern der botanischen Gärten der Universitäten Graz und Wien gilt unser Dank für die Kultur des Lebendmateriales. Für Beratung und Hilfe in gärtnerischen Belangen danken wir Herrn G. DEUTSCH und Herrn F. KUMMERT.

Für interessante Diskussionen danken wir F. SPETA und H. TEPPNER.

Literatur

FELSENSTEIN J. (1985): Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. — Evolution **39**: 783-791.

Genetics Computer Group (1994): Program manual for the Wisconsin package, Version 8.

GOLDBLATT P. & J.C. MANNING (2000): Cape Plants. A conspectus of the Cape flora of South Africa. — Strelitzia **9**: 93-108.

HUBER H. (1969): Die Samenmerkmale und Verwandtschaftsverhältnisse der Lilifloren. — Mitt. bot. Staatssammlung München **8**: 219-566.

JESSOP J.P. (1975): Studies in the bulbous Liliaceae in South Africa: 5. Seed surface chacters and generic groupings. — J. South Afr. Bot. **41**: 67-85.

MADDISON W.P. & D.R. MADDISON (1992): MacClade: Analysis of phylogeny and character evolution. Version 3.0. — Sinauer, Massachusetts.

MÜLLER-DOBLIES U. & D. (1997): A partial revision of the tribe *Massonieae* (*Hyacinthaceae*). 1. Survey, including three novelities from Namibia: a new genus, a second species in the monotypic *Whiteheadia*, and a new combination in *Massonia*. — Feddes Rep. **108**: 49-96.

NETOLITZKY F. (1926): Anatomie der Angiospermensamen. — Handb. Pflanzenanatomie **10**, Bornträger, Berlin.

PFOSSER M. & F. SPETA (1999): Phylogenetics of *Hyacinthaceae* based on plastid DNA sequences. — Ann. Missouri Bot. Gard. **86**: 852-875.

PFOSSER M. & F. SPETA (2001): Bufadienolides and DNA sequences: on lumping and smashing of subfamily *Urgineoideae* (*Hyacinthaceae*). — Stapfia **75**: 177-250.

SERNANDER R. (1906): Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren. — K. Svenska Vet.-Akad. Handl. **41**: 1-410.

SPETA F. (1972): Entwicklungsgeschichte und Karyologie von Elaiosomen an Samen und Früchten. — Naturk. Jahrb. Stadt Linz **18**: 9-65, t. I-X.

SPETA F. (1998a): *Hyacinthaceae*. — In KUBITZKI K. (ed.), The Families and Genera of Vascular Plants, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.

SPETA F. (1998b): Systematische Analyse der Gattung *Scilla* L. (*Hyacinthaceae*). — Phyton (Horn, Austria) **38**: 1-141.

STEDJE B. (1998): Phylogenetic relationships and. generic delimitations of sub-Saharan *Scilla* (*Hyacinthaceae*) and allied African genera as inferred from morphological and DNA sequence data. — Pl. Syst. Evol. **211**: 1-11.

VENTER S. (1993): A revision of the genus *Ledebouria* ROTH (*Hyacinthaceae*) in South Afrika. — Diss. Univ. Natal, Pietermaritzburg.

WERKER E. (1997): Seed anatomy. — Handb. Pflanzenanatomie **10**, Teil 3, Gebrüder Bornträger, Berlin, Stuttgart.

Anschrift der Verfasser:

Dr. Wolfgang WETSCHNIG, Mag. Gerhard PRENNER
Institut für Botanik, Universität Graz,
Holteigasse 6, A-8010 Graz, Austria.

Dipl. Ing. Dr. Martin PFOSSER
Institut für Botanik, Abteilung für Evolution und Systematik der Höheren Pflanzen, Universität Wien
Rennweg 14, A-1030 Wien, Austria.